

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 83

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА”

1998

УДК 581.33 : 576.31 : 582.44

© В. В. Григорьева, Н. И. Габараева

**ДИНАМИКА КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ РАЗВИВАЮЩИХСЯ
МИКРОСПОР В ХОДЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКЗИНЫ У *STANGERIA*
ERIOPUS (*STANGERIACEAE*): СТЕРЕОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**

V. V. GRIGORYEVA, N. I. GABARAEVA. DYNAMICS OF CELL COMPONENTS IN DEVELOPING MICROSPORES OF *STANGERIA ERIOPUS* (*STANGERIACEAE*) IN THE COURSE OF EXINE FORMATION: A STEREOLOGICAL STUDY

Проведено стереологическое исследование динамики относительного (парциального) и абсолютного объемов 10 клеточных компонентов (ядра, оболочки, периплазматического пространства, диктиосом, митохондрий, пластид, эндоплазматического ретикулума, липидных глобул, цитоплазмы, цитозоля), а также линейный размер, индивидуальный объем и число на клетку пластид, митохондрий и диктиосом в микроспорах *Stangeria eriopus* на 4 стадиях развития (начиная со средней тетрадной стадии и до стадии ранних свободных микроспор). Выяснено, что объем микроспор в течение исследованного периода уменьшается на 19 %, а объем цитозоля уменьшается при этом настолько значительно, что достигает 36 % от первоначального. Одновременно растут абсолютный и парциальный объемы ядра. Соответственно увеличивается ядерно-цитоплазматическое отношение. Объем строящейся оболочки (экзины) увеличивается в 3 раза, причем ее максимальный прирост (в 2 раза) наблюдается к концу средней тетрадной стадии, а следующий скачок прироста (на 64 %) происходит уже в свободных микроспорах. Объем периплазматического пространства, в котором происходит построение оболочки микроспор, то сокращается, то увеличивается. Кривые их изменения имеют периодический ход. Парциальный и абсолютный объемы диктиосом растут в тетрадном периоде и резко падают в начале посттетрадного. Так же изменяется и число этих органелл в клетке. Эндоплазматический ретикулум имеет максимальное значение парциального и абсолютного объемов в конце средней тетрадной стадии, затем эти показатели падают.

Полученные данные анализируются с точки зрения функциональной активности органелл микроспор и их участия в формировании экзины исследованного вида.

Формирование экзины (наружной, содержащей спорополленин, оболочки пыльцевых зерен) является важным этапом в становлении мужского гаметофита. Помимо защитной функции экзина приспособлена к переносу веществ, осуществляющих контроль системы размножения, участвуя в реакциях несовместимости (Резникова, 1984), а также к переносу питательных веществ для развития гаметофита, вырабатываемых тапетумом, из полости пыльника внутрь микроспор (Rowley, 1983, 1987; Габараева, 1997).

Структура экзины и узор поверхности пыльцевого зерна (скульптура) являются важными таксономическими признаками и широко используются палинологами при определении ископаемых пыльцевых зерен. Поэтому неудивительно, что в работах, посвященных онтогенезу спородермы, экзине уделяется самое пристальное внимание. Несмотря на то что электронно-микроскопические исследования развития оболочки пыльцевых зерен ведутся в течение четырех десятилетий и изучено уже достаточно большое число видов, механизмы формирования экзины и роль клеточных компонентов в ее построении до сих пор остаются неясными.

При описании цитоплазмы и органелл развивающихся микроспор исследователи, как правило, ограничиваются качественными показателями. О количественных изменениях говорят, основываясь лишь на глазомерных оценках. Более точные количественные показатели, такие как соотношение клеточных компонентов в клетке

(парциальный объем), их абсолютные объемы и число органелл в клетке, можно получить, используя методы стереологического анализа (Weibel, 1969; Steer, 1981). Точные количественные показатели позволяют дать объективную оценку ультраструктурной специфики различных тканей и динамики клеточных компонентов в ходе жизненного цикла (Васильев, Муравник, 1997; Васильев, 1997).

Однако некоторые количественные данные по динамике клеточных компонентов микроспор существуют. Так, изменения общего объема микроспор и объемов ядра и цитоплазмы приведены в работе J. Heslop-Harrison (1971). Количественные ультраструктурные изменения в ходе микроспорогенеза у *Pinus sylvestris* L. и *Gasteria verrucosa* приведены в статьях M. T. M. Willemse (1971a, b, 1972), однако эти данные получены путем глазомерной оценки.

Некоторые количественные характеристики клеточных компонентов развивающихся микроспор и пыльцевых зерен обсуждаются в связи с разнообразными проблемами репродуктивной биологии. В работе S.-L. Lee и H. Warmke (1979) анализируются данные о динамике объема и числа митохондрий и пластид в клетках споренной ткани *Zea mays* L. (на 6 стадиях) в связи с проблемой мужской стерильности.

Изменения парциальных объемов 8 клеточных компонентов (ядра, ядрышка, цитоплазмы, вакуолей, пластид, митохондрий, ретикулума, диктиосом) на 5 стадиях (начиная с только что освободившихся от каллозной оболочки микроспор и заканчивая зрелыми двуклеточными пыльцевыми зернами) в ходе развития свободных микроспор *Hyoscyamus niger* L. обсуждаются в работе T. L. Reynolds (1984), причем сравнивается пыльца, развивающаяся в естественных условиях и в культуре. P. Roland, C. Grun, P. Grun (1977) провели количественное исследование пластид и митохондрий в вегетативной и генеративной клетках пыльцевых зерен двух видов *Solanum*.

Количественные признаки учитывают при изучении гаметогенеза при прорастании пыльцевой трубки (Russell, 1984; Yu et al., 1992).

В задачу настоящей работы входит изучение количественных преобразований клеточных компонентов развивающихся микроспор *Stangeria eriopus* в ходе формирования экзины. Предполагается дать по возможности полную характеристику количественных изменений основных клеточных компонентов.

Целью исследования было попытаться с помощью полученных данных определить функциональную активность основных органелл и их роль в формировании экзины данного вида.

Материал и методика

Микроспорангии *Stangeria eriopus*, находящиеся на различных стадиях онтогенеза, были собраны в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в Санкт-Петербурге.

Фиксацию проводили в 3 %-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере с pH 7.2 при комнатной температуре в течение 24 ч, затем в 1 %-ном растворе четырехоксида осмия на том же буфере в течение 4 ч. Материал заключали в смесь эпона и аралдита. Ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе Hitachi H-600 и фотографировали произвольно взятые клетки. На снимках определяли парциальный объем 10 компонентов клетки (ядра, оболочки, периплазматического пространства, цитоплазмы, митохондрий, пластид, диктиосом, эндоплазматического ретикулума, липидных глобул и цитозоля), линейные размеры ядра, митохондрий, пластид, диктиосом и площадь срезов клеток. Данные по парциальному объему компонентов клеток получали с помощью прозрачных трафаретов с прерывистыми линиями и регулярным шагом 0.5 см (Weibel, 1969; Steer, 1981). Для определения площади среза клеток (в $\mu\text{м}^2$) использовали тестовую сетку с квадратами 1×1 см, подсчитывали на снимках число входящих в срез клетки квадратов и соразмеряли его с увеличением снимков. Полученные данные использовали для расчета объема

клеток, общего объема клеточных компонентов, объема ядра, одной отдельной пластиды, митохондрии и диктиосомы.

Для определения парциального объема, площади среза, линейных размеров ядра использовали электронно-микроскопические снимки с увеличением 10 000. Линейные размеры пластид, митохондрий и диктиосом измеряли на отпечатках с увеличением 50 000. На каждой стадии исследовали в среднем по 20 клеток. Ошибку среднего арифметического определяли по формуле $m = \frac{\sigma}{n}$ (Бейли, 1964), где m — ошибка среднего арифметического, σ — среднее квадратичное отклонение, n — число повторностей.

Объем клеток определяли делением объема ядра на его парциальный объем. Объем клеточных компонентов на одну клетку рассчитывали умножением объема клетки на парциальный объем данного компонента. Средний объем ядра определяли по формуле объема сферы $V = \frac{4}{3}\pi r^3$, где r — радиус сферы. Объем одной пластиды и митохондрии вычисляли по формуле объема эллипсоида вращения $V = \frac{4}{3}\pi ab^2$, где a — максимальная полуось эллипсоида, b — его минимальная полуось. Объем одной диктиосомы — по формуле укороченного цилиндра $V = \pi r^2 h$, где h — высота цилиндра, r — радиус сечения.

Среднее число органелл подсчитывали по формуле (Weibel, 1969)

$$N = V_{\text{цит}} \frac{n}{S_{\text{цит}}} \frac{1}{\sqrt{V/V_{\text{орг}}}} \frac{1}{\beta},$$

где $V_{\text{цит}}$ — средний объем цитоплазмы на клетку, мкм^3 ; n — число органелл на срез клетки; $V/V_{\text{орг}}$ — парциальный объем органеллы по отношению к цитоплазме; β — коэффициент формы органеллы, определяемый по соотношению ее линейных размеров.

Результаты и обсуждение

С помощью стереологического метода изучали развивающиеся микроспоры в ходе формирования их наружной оболочки — экзины.

По степени сформированности этой составляющей спородермы было выделено 4 стадии.

1. Начало средней тетрадной стадии. Микроспоры окружены толстой каллозной оболочкой. Над плазмалеммой хорошо виден слой гликокаликса. От периферии к центру на элементах гликокаликса начинается построение примэкзины (табл. I, 1).

2. Конец средней тетрадной стадии. Толстая каллозная оболочка сохраняется. Слой гликокаликса значительно утолщается (табл. I, 2).

3. Поздняя тетрадная стадия. Идет процесс аккумуляции спорополленина с образованием примэкзины и первых ламелл эндэкзины (табл. II, 1).

4. Начало свободнеспорового периода. Каллозная оболочка разрушается, микроспоры освобождаются. Оба слоя экзины — эктэкзина и эндэкзина — сформированы (табл. II, 2).

Результаты морфометрического исследования приведены в табл. 1—4 и представлены графически на рис. 1, 2.

Сравнение изменений парциальных и абсолютных объемов клеточных компонентов показало, что в том и другом случаях существуют одни и те же тенденции динамики (табл. 1—4; рис. 1, 2). Однако подсчет абсолютного объема привел к некоторым совершенно неожиданным результатам.

Общепринятым считалось положение, высказанное Heslop-Harrison (1971), о постоянном росте объема микроспор и пыльцевых зерен в ходе всего периода

ТАБЛИЦА 1

Парциальный объем клеточных компонентов развивающихся микроспор
Stangeria eriopus, %

Компоненты клеток	Стадии			
	1	2	3	4
Ядро	18.00±2.37	18.74±2.7	26.41±2.15	29.12±1.88
Оболочка	7.78±0.65	16.68±1.08	15.55±1.10	28.15±0.72
Периплазматическое пространство	2.81±0.72	6.61±1.69	2.35±0.31	5.46±2.12
Цитоплазма	71.41±2.5	57.97±1.85	55.69±2.35	37.27±2.5
Диктиосомы	0.43±0.06	0.51±0.11	0.68±0.11	0.07±0.03
Митохондрии	1.69±0.34	1.99±0.24	2.4±0.25	2.71±0.70
Пластиды	3.38±0.70	3.42±0.81	2.19±0.34	3.03±0.77
Эндоплазматический ретикулум	6.63±0.49	7.18±1.06	6.5±0.56	5.02±0.67
Липидные глобулы	0.14±0.04	0.13±0.05	0.1±0.03	0.22±0.07
Цитозоль	59.14±0.47	44.74±0.78	43.82±0.62	26.22±0.58

развития. Проведенные нами измерения показали, что у *Stangeria eriopus* объем микроспор в период построения экины уменьшается на 19 % (табл. 1, 2).

Допуская возможность ошибки в собственных расчетах, мы пересчитывали объем клетки тремя различными способами (по формуле эллипсоида вращения, по формуле полусферы и делением объема ядра на его парциальный объем). Получая в каждом из трех случаев несколько различные абсолютные результаты, мы неизменно сталкивались с тенденцией уменьшения общего объема развивающихся микроспор, начиная с ранней тетрадной стадии и заканчивая стадией молодых свободных микроспор с уже сформированной экиной. Однако стало ясно, что эта тенденция связана с изменением формы микроспор данного вида еще в тетрадном периоде.

У *Stangeria eriopus* уменьшение объема микроспор происходит одновременно с изменением их формы в ходе образования псевдороззды путем впячивания микроспоры с дистального полюса (Габараева, Григорьева, 1997). Одновременно с этим на проксимальном полюсе наблюдается впячивание гармомегатного участка.

ТАБЛИЦА 2

Абсолютный объем клеток и их клеточных компонентов у развивающихся микроспор
Stangeria eriopus, мкм³

Компоненты клеток	Стадии			
	1	2	3	4
Вся клетка	2414.80	2319.49	2140.17	1952.37
Ядро	434.67	434.67	565.22	568.53
Оболочка	187.87	386.89	332.80	549.59
Периплазматическое пространство	67.86	153.31	50.29	106.60
Цитоплазма	1792.26	1497.93	1242.15	834.25
Диктиосомы	10.38	11.82	14.55	1.36
Митохондрии	40.81	46.15	51.36	52.9
Пластиды	81.62	79.32	46.86	59.16
Эндоплазматический ретикулум	160.10	166.54	139.11	98.01
Липидные глобулы	3.38	3.01	2.14	4.29
Цитозоль	1428.1	1037.74	937.82	511.91

ТАБЛИЦА 3

Величина органелл в развивающихся микроспорах *Stangeria eriopus*

Стадии	Митохондрии		Пластиды		Диктиосомы	
	линейные размеры на срезе, мкм	объем 1 митохондрии, мкм ³	линейные размеры на срезе, мкм	объем 1 пластиды, мкм ³	линейные размеры на срезе, мкм	объем 1 диктиосомы, мкм ³
1	0.8±0.042× 0.58±0.028	0.150	1.62±0.15× 0.97±0.07	0.814	0.7±0.06× 0.19±0.14	0.073
2	0.8±0.05× 0.6±0.05	0.150	1.6±0.2× 0.97±0.08	0.814	0.7±0.05× 0.19±0.1	0.073
3	1.0±0.1× 0.55±0.33	0.188	1.33±0.11× 0.82±0.11	0.471	0.61±0.05× 0.15±0.01	0.044
4	0.85±0.003× 0.72±0.002	0.233	1.4±0.1× 1.07±0.06	0.838	0.43±0.33× 0.13±0.02	0.018

В ходе развития микроспор стангерии наблюдается постепенное уменьшение объема цитоплазмы (табл. 1, 2), что также противоречит распространенному мнению об увеличении этого показателя в ходе развития микроспор и пыльцы (Резникова, 1984). При этом сокращение объема цитоплазмы идет значительно интенсивнее, чем объема клетки. Так, на стадии молодых свободных микроспор объем клетки составляет 80.8 % от ее объема в начале ранней тетрадной стадии, а объем цитоплазмы составляет всего 36 % от первоначального. Цитоплазма молодой микроспоры имеет черты меристематической клетки (Dickinson, Heslop-Harrison, 1997). Причины и механизмы этого изменения пока неизвестны. Вероятно, можно предположить, что это связано с дегидратацией или замедлением синтеза веществ цитозоля по сравнению с их разрушением. Очевидно, изменение формы клетки идет с участием элементов цитоскелета.

Микроспоры на протяжении всего периода развития сохраняют увеличенный объем ядер по сравнению с соматическими тканями. Постоянное функциональное увеличение объема ядра в ходе микроспорогенеза, как отмечает С. А. Резникова (1984), является, очевидно, морфологическим выражением физиологической активности репродуктивной ткани пыльника.

Увеличение объема ядра (табл. 1, 2), а в случае *Stangeria eriopus* и уменьшение объема цитоплазмы приводят к значительному увеличению ядерно-цитоплазматического отношения, что, согласно гипотезе R. Hertwig (1908), приводит к замедлению клеточного деления, удлиняя тем самым период, необходимый для построения такой сложной как в химическом, так и структурном отношениях структуры, как оболочка пыльцевого зерна. В период построения экзины ядро находится в активном состоянии, о чем свидетельствует большое количество ядерных инвагинаций, увеличивающих ядерную поверхность. Существует мнение, что в ядерных инвагинациях может накапливаться РНК (Dickinson, Potter, 1975). Кроме того, по всему внутреннему периметру ядерной оболочки видны мелкие глобулы хроматина, а внутри ядра рассеяны более крупные глыбки. Ядрышек часто 2 (табл. I, II). Скопления хроматина в ядре у оболочки были отмечены Н. G. Dickinson и U. Potter (1979) у *Cosmos bipinnatus* Cav.

Особый интерес для нас как палинологов представляло изменение

ТАБЛИЦА 4

Число органелл в развивающихся микроспорах *Stangeria eriopus*

Стадии	Митохондрии	Пластиды	Диктиосомы
1	68	24	28
2	72	24	25
3	66	26	23
4	59	19	5

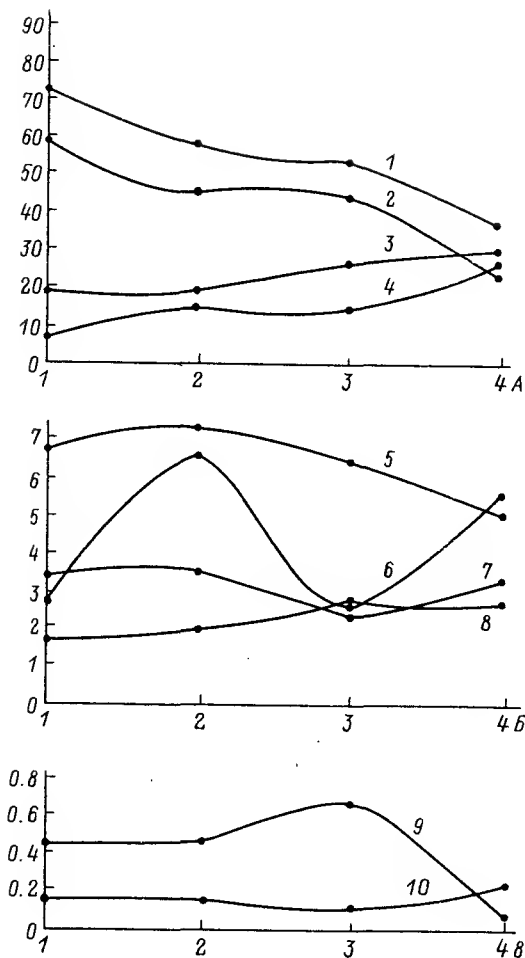


Рис. 1. Изменение парциального объема компонентов развивающихся микроспор *Stangeria eriopus*.

А: 1 — цитоплазма, 2 — цитозоль, 3 — ядро, 4 — оболочка; Б: 5 — агранулярный эндоплазматический ретикулум, 6 — периплазматическое пространство, 7 — пластиды, 8 — митохондрии; В: 9 — диктиосомы, 10 — липидные глобулы. По горизонтальным осям: 1—4 — стадии развития (см. объяснение в тексте). По вертикальным осям: А—В — парциальный объем, %.

объема оболочки. В ходе онтогенеза экзины ее объем увеличивается в 3 раза. Максимальный прирост оболочки происходит на средней тетрадной стадии. От начала до конца этой стадии абсолютный объем формирующейся экзины увеличивается в 2 раза. Следующий заметный скачок увеличения объема оболочки (на 64 %) наблюдается при переходе микроспор к свободному состоянию. Это согласуется с существующим мнением о том, что утолщение экзины значительно усиливается после высвобождения микроспор из тетрад (Резникова, 1984). Увеличение объема происходит за счет притока веществ из тапетума.

В связи с развитием оболочки особенно интересно было проследить динамику изменения величины периплазматического пространства, поскольку, по нашему мнению, именно в нем происходит прирост единиц гликокаликса — основы для развивающейся примэкзины. Мы предполагаем, что в этом процессе участвуют колебательные движения плазмалеммы, необходимые для достраивания гликокаликса (Габараева, Григорьева, 1997). Волнообразный ход кривых, отражающих изменение парциального (рис. 1) и абсолютного (рис. 2) объемов периплазматического пространства, показывает, что наши предположения имеют основания.

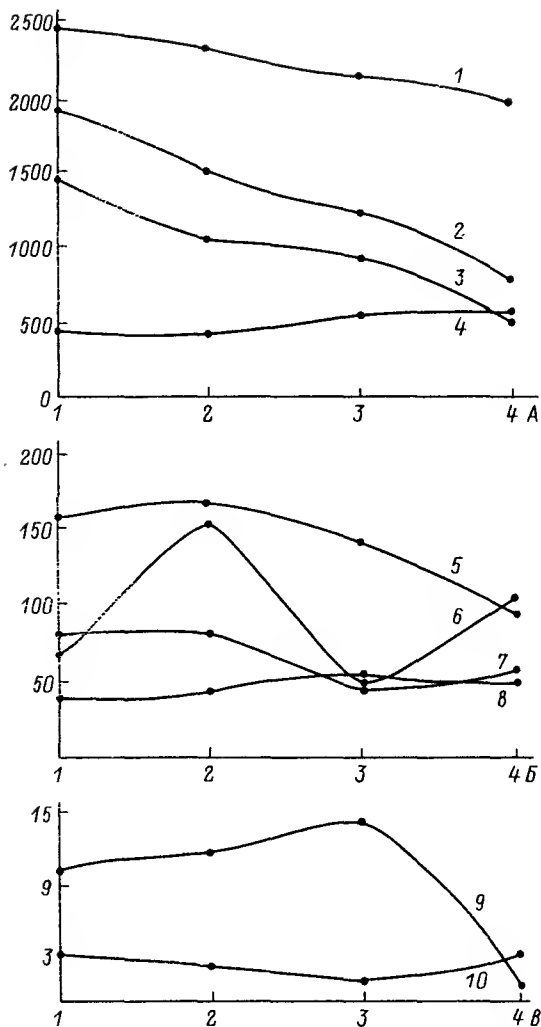


Рис. 2. Изменение абсолютного объема клеточных компонентов развивающихся микроспор *Stangeria eriopus*.

А: 1 — вся клетка, 2 — цитоплазма, 3 — цитозоль, 4 — ядро. По вертикальным осям: А—В — объем, $\mu\text{м}^3$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Аппарат Гольджи представлен не связанными с эндоплазматическим ретикуломом диктиосомами и пузырьками Гольджи. Пузырьки встречаются как вблизи этих органелл, так и в кортикальной цитоплазме, непосредственно под плазмалеммой (табл. I, II). Число диктиосом на срезе в тетрадном периоде 4—5, в посттетрадном периоде резко сокращается и составляет примерно 0.25, т. е. по одной диктиосоме на каждый четвертый срез. В пересчете на клетку в зависимости от стадии развития микроспоры число диктиосом изменяется от 23—28 в тетрадном периоде до 5 в посттетрадном (табл. 4). Объем одной диктиосомы в тетрадном периоде составляет $0.073 \mu\text{м}^3$, в посттетрадном периоде объем одной органеллы, как и их число в клетке, резко сокращается и составляет всего $0.018 \mu\text{м}^3$. Анализ данных, отражающих изменение парциального (табл. 1) и абсолютного (табл. 2) объемов диктиосом, показал, что эти показатели растут в ходе тетрадного периода, достигая своего максимального значения в поздней тетрадной стадии, и резко снижаются у молодых свободных микроспор. Диктиосомы распределены по клетке беспорядочно, состоят

из 5—6 цистерн. Большое число диктиосом и пузырьков Гольджи в микроспоре в тетрадном периоде подтверждает предположение об участии аппарата Гольджи в построении гликокаликса и примэкины. В самом деле, к моменту окончания построения экины в молодых свободных микроспорах участие аппарата Гольджи в этом процессе завершается, а в построении интины — еще не начинается, поэтому его количественные характеристики резко падают.

Эндоплазматический ретикулум в процессе построения экины представлен агранулярной формой (АЭР). В тетрадном периоде наблюдается большое количество одиночных, сильно расширенных цистерн, часто подходящих к плазмалемме. Кроме расширенных цистерн встречаются и узкие длинные одиночные, реже — парные цистерны АЭР. На стадии молодых свободных микроспор расширенные цистерны исчезают, остаются агрегаты параллельно расположенных, узких цистерн, опоясывающих ядро либо лежащих под плазмалеммой. В ходе развития меняется не только характер этой органеллы, но и ее количественные показатели. Анализ данных, отражающих изменение парциального (табл. 1) и абсолютного (табл. 2) объемов, показал, что максимальные значения характерны для конца средней тетрадной стадии, затем идет уменьшение его объема. В молодых свободных микроспорах величина абсолютного объема составляет 58.7 % от его максимального значения в конце средней тетрадной стадии. Полученные данные согласуются с нашими представлениями о роли АЭР как места синтеза предшественников спорополнения, которые как раз и аккумулируются в гликокаликсе на средней и поздней тетрадных стадиях. После высвобождения молодых микроспор из тетрад необходимость АЭР в этой роли отпадает, так как становится возможным доступ спорополнения из тапетума, а время синтеза веществ для построения интины еще не наступило.

Суммарный объем, занимаемый в развивающихся микроспорах *Stangeria eriopus* пластидами и митохондриями, не превышает 5 % (табл. 1, 2). Митохондрий на всех стадиях больше, чем пластид, в 2.5—3 раза. Однако абсолютный их объем (за исключением поздней тетрадной стадии) всегда меньше, чем таковой пластид. Соотношение объемов, занимаемых этими органеллами в ходе онтогенеза микроспор, меняется. Так, если в начале и конце средней тетрадной стадии объем пластид превышает объем митохондрий в 1.7—2 раза, то на стадиях поздних тетрад и молодых свободных микроспор эта разница несущественна.

Число митохондрий и пластид в клетках развивающихся микроспор *Stangeria eriopus* изменяется незначительно (табл. 4). Некоторое увеличение абсолютного объема митохондрий происходит при уменьшении их общего числа, но увеличении их индивидуальных размеров (табл. 3). Объем одной митохондрии на стадии молодых свободных микроспор в 1.5 раза больше, чем у митохондрий на стадии средней тетрады. Минимальному абсолютному объему пластид на стадии поздних тетрад соответствует максимальное число этих органелл на клетку. Их размеры при этом меньше, чем на предыдущих и последующей стадиях. Средний объем одной пластиды на стадиях поздних тетрад в 1.7 раза меньше, чем на стадии молодых свободных микроспор.

Митохондрии и пластиды расположены без определенного порядка, однако существует некоторая тенденция к образованию скоплений органелл. Митохондрии на срезе эллипсоидальные или сфероидальные, с хорошо развитыми кристами и глобулами в строме. Кристы большей частью короткие, различной формы, беспорядочно ориентированы. Плотность митохондриального матрикса ниже, чем плотность стромы пластид.

Пластиды представлены амилопластами. Форма их на срезе менее правильная, чем форма митохондрий. Наряду с эллипсоидальными и сфероидальными встречаются яйцевидные и гантелевидные. В строме видны одиночные, обычно крупные крахмальные зерна и пластоглобулы, размеры которых несколько варьируют.

Существует мнение, что пластиды и митохондрии не принимают непосредственного участия в морфогенезе оболочки (Pérez-Munoz et al., 1993). Полученные нами количественные данные не противоречат этому предположению. Однако достаточно

высокое содержание пластид и митохондрий в цитоплазме в ходе всего периода онтогенеза эскины никак не умаляет их роли как источников энергии для этого процесса.

В качестве одного из запасных веществ в цитоплазме развивающихся микроспор обнаружены липидные глобулы. Объем, занимаемый липидными глобулами, незначителен и не превышает 0.22 % (табл. 1). В ходе морфогенеза эскины наблюдается некоторая динамика объема липидных глобул. В тетрадном периоде наблюдается уменьшение объема этого клеточного компонента, а в молодых свободных микроспорах — его резкое увеличение. Интенсивное накопление липидов в цитоплазме начинается позднее, отчасти — перед митозом, особенно — после него, на стадии двуклеточного пыльцевого зерна (Резникова, 1984), когда происходит накопление запасных питательных веществ.

Выводы

1. Объем микроспор *Stangeria eriopus* в тетрадном и начале посттетрадного периода последовательно уменьшается, что не согласуется с общепринятым мнением о постоянном росте микроспор. Очевидно, это объясняется необычным способом формирования апертур у этого вида, в ходе которого происходит инвагинация микроспор с дистального и проксимального полюсов. В результате изначально округлая форма микроспор значительно изменяется, приобретая двояковогнутые очертания, что и приводит к уменьшению объема микроспор.

2. Параллельно происходит сокращение объема цитозоля. Это явление можно объяснить уплотнением или дегидратацией цитозоля микроспор.

3. За исследуемый период значительно увеличиваются парциальный и абсолютный объемы ядра, а также ядерно-цитоплазматическое отношение. Возрастание последнего и появление ядерных инвагинаций свидетельствует о необходимости более обширного контакта ядра и цитоплазмы развивающихся микроспор.

4. Абсолютный объем строящейся оболочки увеличивается в 3 раза, а парциальный — в 4 раза, причем максимальный прирост наблюдается на средней тетрадной стадии, что связано с наиболее активным ростом гликокаликса — основы будущей оболочки — именно в это время.

5. Абсолютный и парциальный объемы периплазматического пространства, в котором сосредоточены все процессы роста оболочки микроспор, меняются периодически, то сокращаясь, то увеличиваясь. Это хорошо согласуется со сделанным нами ранее предположением (Габараева, Григорьева, 1997) об участии колебательных движений плазмалеммы в достраивании гликокаликса.

6. Абсолютный и парциальный объемы диктиосом возрастают в тетрадном периоде и резко падают в начале посттетрадного, когда также падает число диктиосом в клетке и уменьшаются их размеры. Большое число диктиосом и пузырьков Гольджи в цитоплазме в тетрадном периоде подтверждает общий тезис об участии аппарата Гольджи в построении гликокаликса и примэскины, основанный на визуальной оценке. К моменту завершения построения примэскины (начало посттетрадного периода) присутствие элементов аппарата Гольджи в цитоплазме микроспор становится очень незначительным.

7. Парциальный и абсолютный объемы гладкого эндоплазматического ретикулума в цитоплазме микроспор максимальны в конце средней тетрадной стадии, что хорошо согласуется с нашими представлениями о роли этой органеллы как места синтеза предшественников спорополленина, который аккумулируется на гликокаликсе как раз на средней и поздней тетрадных стадиях. Очевидно, позднее необходимость в нем в этой роли отпадает. После распада тетрад становится возможным доступ этого полимера из тапетума.

8. Количественные данные делают более очевидным прямое участие эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи в построении эскины. В целом динамика парциального и абсолютного объемов того или другого компонента микроспор более

точно определяет степень их участия в основных процессах, идущих в клетке, и показывает функциональную направленность их деятельности.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-50732).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., 1964. 271 с.
- Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (Salicaceae) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 1—17.
- Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя *Populus deltoides* в ходе осеннего старения листа // Цитология. 1997. № 39. С. 794—808.
- Габараева Н. И., Григорьева В. В. Парадоксы развития оболочки микроспор *Stangeria paradoxa* // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 171—172.
- Габараева Н. И. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса *Magnoliidae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 46 с.
- Резникова С. А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 270 с.
- Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. Ribosomes, membranes and organelles during meiosis in angiosperms // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1977. Vol. 277. N 4. P. 327—342.
- Dickinson H. G., Potter U. Post-meiotic nucleo-cytoplasmic interaction in *Pinus banksiana*: the secretion of RNA by the nucleus // Planta. 1975. Vol. 122. N 1. P. 99—104.
- Dickinson H. G., Potter U. Post-meiotic nucleo-cytoplasmic interaction in *Cosmos bipinnatus* // Planta. 1979. Vol. 145. N 4. P. 449—457.
- Hertwig R. Über neue Probleme der Zellenlehre // Arch. Zellforsch. 1908. Bd 1. H. 1. S. 1—32.
- Heslop-Harrison J. The pollen wall: structure and development // Pollen: development and physiology. London, 1971. P. 75—98.
- Lee S.-L. J., Warmke H. E. Organelle size and number in fertile and T-cytoplasmic male sterile corn // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. N 2. P. 141—148.
- Pérez-Munoz C. A., Jernstedt J. A., Webster B. D. Pollen wall development in *Vigna vexillata*. II. Ultrastructural studies // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. N 10. P. 1193—1202.
- Reynolds T. L. An ultrastructural and stereological analyses of pollen grains of *Hyoscyamus niger* during normal and induced embryogenic development // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 4. P. 490—504.
- Roland P., Grun C., Grun P. Changes in plastid and mitochondrion content during maturation of generative cell of *Solanum* (Solanaceae) // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64a. N 4. P. 377—383.
- Rowley J. R. Plasma membrane surface processes as construction units of the exine of *Epilobium* (Onagraceae) // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava, 1983. P. 83—87.
- Rowley J. R. Plasmadesmata-like processes of tapetal cells // La Cellule. 1987. Vol. 74. P. 229—241.
- Russell S. D. Ultrastructure of the sperm of *Plumbago zeylanica*: 2. Quantitative cytology and three-dimensional reconstruction // Planta. 1984. Vol. 162. N 4. P. 385—391.
- Steer M. W. Understanding cell structure. Cambridge, 1981. 126 p.
- Weibel E. R. Stereological principles for morphometry in electron microscopic cytology // Internat. Rev. Cytol. 1969. Vol. 26. P. 235—302.
- Willemse M. T. M. Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles during microsporogenesis of *Pinus sylvestris* L. 2. Morphological changes from prometaphase I until the tetrad stage // Acta bot. Neerl. 1971a. Vol. 20. N 4. P. 411—427.
- Willemse M. T. M. Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles during microsporogenesis of *Pinus sylvestris* L. 3. Morphological changes during the tetrad stage and in the young microspore. A quantitative approach to the changes in the population of cell organelles // Acta bot. Neerl. 1971b. Vol. 20. N 5. P. 498—523.
- Willemse M. T. M. Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles during microsporogenesis of *Gasteria verrucosa* // Acta bot. Neerl. 1972. Vol. 21. N 1. P. 17—31.

SUMMARY

The stereological study of the dynamics of volume density and absolute volume of 10 cell components (cell wall, periplasmic space, dictyosomes, endoplasmic reticulum, mitochondria, plastids, nucleus, lipid globules, cytoplasm, cytosol), and also of linear size, individual volume and number per cell of plastids, mitochondria and dictyosomes in the developing microspores of *Stangeria eriopus* (*Stangeriaceae*) has been undertaken. For analysis, 4 stages of microspore development were selected: 1) early mid-tetrad stage, 2) late mid-tetrad stage, 3) late tetrad stage and 4) early free microspore stage. It has been found out that during the period under study a microspore volume declined to 80 % of their initial volume, and cytosol volume dropped to 36 %. This results are unexpected and not in accordance with general knowledge, implying the gradual growth of microspore volume in development. The unusual decrease of microspore volume of *Stangeria eriopus* is evidently brought about by unusual mode of aperture formation in this species, by invaginating of distal and proximal poles of a microspore. As a result, the initial roundish form of a microspore has turned to convex-concave one. The nucleus volume density and its absolute volume increase ca. in 1.5 times; the nuclear-cytoplasmic ratio increases considerably. Absolute volume of developing cell wall increases in 3 times, and its volume density — in 4 times, the maximal increment is observed at mid-tetrad stage, when most active growth of the glycocalyx takes place. The absolute volume and volume density of the periplasmic space, which is a centre of all microspore wall growth processes, changes periodically, now increasing, now decreasing; this is in accordance with previously supposed involvement of oscillatory movements of the plasma membrane in the process of glycocalyx growth. The absolute volume and volume density of dictyosomes increases in 1.5 times by the end of tetrad period and drops abruptly in the beginning of post tetrad period, when a number of dictyosomes per cell decreases in 6 times. The considerable number of dictyosomes and their vesicles in microspore cytoplasm in tetrad period has confirmed the general knowledge about participation of Golgi in formation of the glycocalyx and proexine, based on visual estimation. By the completing of proexine deposition (the beginning of the post tetrad period, when the formation of intine is not yet initiated), the presence of Golgi elements has become inconsiderable. The volume density (7.2 %) and absolute volume of SER in *Stangeria eriopus* microspore cytoplasm is maximal in the end of mid-tetrad stage, this is in good accordance with our opinion on the role of SER as a site of synthesis of sporopollenin precursors, the latter accumulate through glycocalyx exactly at this ontogenetic time. The quantitative (morphometric) data give evidence of the participation of ER and Golgi in exine formation of *Stangeria eriopus*. In general, the dynamics of volume density and absolute volume of one or another organelle or cell component show the degree of participation of these organelles in main processes, going in a cell, and suggests the functional direction of their activity.

УДК 581.47 : 582.949.1

© Т. В. Крестовская, И. М. Васильева

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ ВИДОВ РОДА *STACHYS* (СЕКЦИИ *OLISIA*, *CHILOSTACHYS*, *CHAMAESIDERITIS*, *ZIETENIA*, *AMBLEIA*) (*LAMIACEAE*) И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

T. V. KRESTOVSKAYA, I. M. VASSILJEVA. FRUIT MORPHOLOGY IN THE GENUS *STACHYS* (SECTIONS *OLISIA*, *CHILOSTACHYS*, *CHAMAESIDERITIS*, *ZIETENIA*, *AMBLEIA*) (*LAMIACEAE*) AND ITS SIGNIFICANCE FOR SYSTEMATICS

Представлены результаты морфологического исследования плодов (эремов) 29 видов рода *Stachys* (sect. *Olisia*, *Chilostachys*, *Chamaesideritis*, *Zietenia*, *Amblesia*). Приведены описания эремов всех видов. Установлено, что в пределах рода *Stachys* по морфологическим признакам эремов различия между секциями выражены нечетко. Эремы некоторых секций (*Amblesia*, *Zietenia* и др.) различаются по форме и размерам, а эремы отдельных видов имеют характерные макропризнаки, позволяющие использовать их в диагностических целях. Признано, что для целей надвидовой систематики рода *Stachys* признаки морфологии плодов (эремов) оказались недостаточно эффективными.

В данной работе продолжается публикация результатов сравнительно-морфологического изучения плодов (эремов) у видов *Betonica* L. и *Stachys* L. (Крестовская, Васильева, 1998).

Материал и методика

Методика исследования приведена в предыдущей статье (Крестовская, Васильева, 1998). В настоящей статье даются морфологические описания эремов 29 видов рода *Stachys*.

Виды расположены согласно системе Benthham (1848) (полужирный шрифт); для европейских и западно-азиатских видов приводится также ссылка на систему R. Bhattacharjee (1980) (светлый шрифт). Если вид указан в той и другой системе, ссылка на последнюю дается в квадратных скобках (при этом название приводится лишь в том случае, если оно отличается от приведенного по системе Benthham). Виды, описанные позже 1848 г. и не вошедшие в систему Benthham (отмечены звездочкой (*)), отнесены к тем ее секциям, которым, на наш взгляд, они наиболее соответствуют.

Результаты

Gen. *Stachys* L.

Sect. *Olisia* Dumort.

S. annua L. [Sect. *Olisia* Subsect. *Annua*] (табл. I, 4). Эремы 2.50—2.60 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., темно-коричневые, округло-эллипсоидальные, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с небольшим ромбовидным латеральным рубчиком, закругленные на верхушке. Вентральное ребро слабо выражено. Поверхность гладкая, крупноячеистая, образована округлыми клетками, с прямыми, утолщенными, высту-

пающими антиклинальными стенками (АС) и вогнутыми наружными периклинальными стенками (НПС). Скульптура гладкая или мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Калуга, 1881, Саницкий (LECB).

S. arabica Hornem. [Sect. *Campanistrum* Subsect. *Arvenses*] (табл. I, 5, 6). Эремы 2.00—2.10 мм дл., 1.90—2.00 мм шир., темно-коричневые, округло-яйцевидные, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с небольшим дугообразным латеральным рубчиком, закругленные на верхушке. Вентральное ребро слабо выражено. Поверхность гладкая, складчато-ямчатая, образована неправильными по форме клетками, с извилистыми, погруженными АС и выпуклыми или вогнутыми НПС.

Исследованный образец: Israel, 1957 (KFTA).

S. brachyclada Noë.* [Sect. *Campanistrum* Subsect. *Ocymastrum*]. Эремы 2.50—2.60 мм дл., 2.20—2.30 мм шир., темно-коричневые, почти шаровидные, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с небольшим округлым базальным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, неясно скульптурированная, сложена мелкими клетками неправильной формы с узкими, погруженными АС и плоскими или слабовогнутыми НПС. Скульптура мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Algerie, 1883, Debeaux (LECB).

S. duriae Noë.* [Sect. *Campanistrum* Subsect. *Ocymastrum*] (табл. I, 3). Эремы 2.40—2.50 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., светло-коричневые, яйцевидно-эллипсоидальные, со слабо выраженными латеральными ребрами, килеватыми в основании, с небольшим округлым латеральным рубчиком и с закругленной верхушкой. Вентральное ребро не выражено. Поверхность бугорчатая, бугорки образованы группами приподнятых над поверхностью клеток, между бугорками поверхность неясно ячеистая, сложена клетками неправильной формы, с извилистыми, утолщенными АС и плоскими или вогнутыми НПС. Скульптура мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Алжир, 1882, Debeaux (LECB).

S. hirta L. [*S. ocymastrum* (L.) Briq. — Sect. *Campanistrum* Subsect. *Ocymastrum*]. Эремы 2.20—2.30 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., темно-коричневые, округло-яйцевидные, со слабо выраженными латеральными ребрами, килеватыми в основании, с небольшим треугольным латеральным рубчиком и с закругленной верхушкой. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность бугорчатая. Бугорки образованы группами приподнимающихся над поверхностью клеток, в промежутках между бугорками поверхность ячеистая, сложена полигональными клетками с прямыми или слабоизвилистыми АС и слабовогнутыми НПС. Скульптура бугорчато-морщинистая.

Исследованный образец: Madeira, 1900, N 1087, Bornmüller (LE).

S. milanii Petrović* [Sect. *Campanistrum* Subsect. *Arvenses*]. Эремы 2.70—2.80 мм дл., 2.50—2.60 мм шир., темно-коричневые, удлинено-эллипсоидальные, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с небольшим треугольным, почти базальным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро не выражено. Поверхность бугорчатая, бугорки образованы гранями приподнимающихся над поверхностью клеток. В промежутках между бугорками поверхность мелкоячеистая, сложена округлыми клетками с прямыми или извилистыми АС и вогнутыми НПС.

Исследованные образцы: Serbia, 1887, Petrović (LECB); Hermania, Haguenin (KFTA).

S. spinulosa Sibth. et Smith. [Sect. *Campanistrum* Subsect. *Arvenses*] (табл. I, 1, 2). Эремы 2.70—2.80 мм дл., 2.00—2.10 мм шир., коричневые, яйцевидно-округлые, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с треугольным латеральным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, неясно ячеистая, сложена клетками неправильной формы с сильно утолщенными,

слабоизогнутыми, выступающими над поверхностью АС и плоскими или вогнутыми НПС. Скульптура слабоструйчато-морщинистая.

Исследованные образцы: Crete, Mont. Lakous, 1883, Reverchon (LE); Dalmatia, Gravosa, 1898, Baenitz (LE).

Sect. *Chilostachys* Benth.

S. persica Gmel. [Sect. *Eriostomum* Subsect. *Germanicae*]. Эремы 2.10—2.20 мм дл., 2.00—2.10 мм шир., светло-коричневые, яйцевидно-эллипсоидальные, со слабо выраженными латеральными ребрами, килеватыми в основании, с небольшим эллиптическим латеральным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, неясно скульптурированная, клетки ее неправильной формы, с тонкими, извилистыми, погруженными АС и вогнутыми или выпуклыми НПС. Скульптура мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Талыш, 1894, Буш (LECB).

Sect. *Chamaesideritis* Reichenb.

S. atherocalyx C. Koch* [Sect. *Olisia* Subsect. *Rectae*] (табл. II, 3, 4). Эремы 2.90—3.00 мм дл., 2.10—2.20 мм шир., коричневые, яйцевидно-округлые, с выраженными латеральными ребрами, до середины килеватыми, с небольшим округлым латеральным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, ячеистая, сложена продолговатыми полигональными клетками с выступающими утолщенными волнистыми АС и вогнутыми НПС. Скульптура сильно морщинисто-струйчатая.

Исследованный образец: Сев. Осетия, 1958, Варгина (LECB).

S. iberica Bieb.* [Sect. *Olisia* Subsect. *Rectae*]. Эремы 2.70—2.80 мм дл., 1.80—2.00 мм шир., темно-коричневые, яйцевидно-округлые, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с небольшим треугольным латеральным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, неясно сетчатая, образована клетками неправильной формы с извилистыми, погруженными АС и выпуклыми или вогнутыми, деформированными, струйчато-морщинистыми НПС.

Исследованный образец: Южный Крым, 1949, Гожева (LECB).

S. leicoglossa Griseb. [Sect. *Olisia* Subsect. *Rectae*]. Эремы 2.50—2.60 мм дл., 2.20—2.30 мм шир., темно-коричневые, яйцевидно-шаровидные, с латеральными ребрами, килеватыми на 1/2 от основания, с небольшим базальным рубчиком округлой формы и с закругленной верхушкой. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, сетчатая, образована продолговатыми полигональными клетками, с прямыми или слабоизвилистыми АС и погруженными и прямыми или вдавленными НПС. Скульптура гладкая или слабоморщинистая.

Исследованный образец: Taurus, Kotschy (KFTA).

S. maritima L. [*S. maritima* Gouan — Sect. *Olisia* Subsect. *Annuae*] (табл. I, 7, 8). Эремы 2.60—2.70 мм дл., 2.10—2.20 мм шир., коричневые, округло-яйцевидные, со слабо килеватыми латеральными ребрами, с небольшим латеральным рубчиком неправильной формы, со слабозакругленной, почти прямой верхушкой. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, образована неправильными округлыми клетками, с прямыми, сильно утолщенными, выступающими АС и сильно погруженными, тонкоморщинистыми НПС.

Исследованный образец: Пицунда, 1955, Максимова (LECB).

S. pubescens Ten. Эремы 2.40—2.50 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., коричневые, округло-эллипсоидальные, со слабокилеватыми в основании латеральными ребра-

ми, с небольшим латеральным округлым рубчиком, закругленные на верхушке. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, крупноячеистая, сложена крупными полигональными клетками неправильной формы с приподнятыми и утолщенными АС и неравномерно вогнутыми НПС. Скульптура морщинисто-бугорчатая.

Исследованный образец: Черкессия, 1901, Хрнниевский (LECB).

S. recta L. [Sect. *Olisia* Subsect. *Rectae*] (табл. II, 1, 2). Эремы 1.90—2.00 мм дл., 1.50—1.60 мм шир., коричневые, яйцевидно-эллипсоидальные, с латеральными ребрами, килеватыми на 1/2 от основания, с небольшим округлым базальным рубчиком и с закругленной верхушкой. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, ячеистая, образована рядами удлинённых полигональных клеток с прямыми, слабо утолщенными, выступающими АС и слабовогнутыми НПС. Скульптура слабо-морщинистая.

Исследованные образцы: Тифлис, 1900, Биршерт (LECB); Белгородская обл., 1957, Герасимова (LECB).

Sect. *Zietenia* (Gled.) Benth.

S. acerosa Boiss. [Sect. *Aucheriana*] (табл. II, 7, 8). Эремы 3.20—3.30 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., коричневые, крупные, удлинённо-эллипсоидальные, со слабо выраженными латеральными ребрами, килеватыми в основании, с небольшим базальным округлым рубчиком, закругленные на верхушке. Вентральное ребро не выражено. Поверхность бугорчатая, бугорки образованы группами клеток, приподнимающихся над поверхностью. В промежутках между бугорками поверхность неясно скульптурированная, образована клетками неправильной формы с прямыми или слабоизвилистыми, слабо утолщенными или без утолщения АС и слегка вогнутыми или прямыми НПС. Скульптура мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Persia, 1892, Bornmüller (LE).

S. angustifolia Bieb. [Sect. *Olisia* Subsect. *Rectae*] (табл. III, 5). Эремы 2.40—2.50 мм дл., 2.00—2.10 мм шир., коричневые, широко округло-клиновидные, со слабокилеватыми в основании латеральными ребрами, с небольшим округлым базальным рубчиком, со слабо закругленной, почти прямой верхушкой. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, неясно сетчатая, образована продолговатыми полигональными клетками, с прямыми, вдавленными АС, прямыми или слабо-выпуклыми НПС. Скульптура слабоморщинистая.

Исследованный образец: Феодосия, 1927, Иова (LECB).

S. citrina Boiss. [Sect. *Infrarosularis*]. Эремы 3.00—3.10 мм дл., 1.60—1.70 мм шир., коричневые, продолговатые, с выраженными килеватыми на 2/3 от основания латеральными ребрами, с небольшим латеральным треугольным рубчиком; слабо закругленные, с почти прямой верхушкой. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, ячеисто-ямчатая, образована продолговатыми полигональными клетками с вдавленными АС и резко углубленными в центре НПС. Скульптура струйчато-морщинистая.

Исследованный образец: Cilicien, 1896, N 522, Siehe (LE).

S. fruticulosa Bieb. [Sect. *Thamnostachys* Subsect. *Fruticulosae*] (табл. III, 1). Эремы 4.60—4.80 мм дл., 2.40—2.50 мм шир., коричневые, удлинённо-эллипсоидальные, с выраженными килеватыми на 2/3 от основания латеральными ребрами, с небольшим округлым латеральным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, сетчатая, сложена удлинёнными полигональными клетками с узкими, прямыми, погруженными АС и плоскими НПС. Скульптура гладкая или слабоморщинистая.

Исследованные образцы: Persia, Saral, 1929. Cowan (LE); Тифлис, Hohenacker (LECB).

S. glutinosa L. [Sect. *Aucheriana*]. Эремы 2.60—2.70 мм дл., 2.00—2.10 мм шир., темно-коричневые, широко округло-яйцевидные, с сильно выраженными килеватыми на 2/3 от основания латеральными ребрами, с овальным латеральным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, неясносетчатая с узкими, прямыми или изогнутыми, чуть погруженными АС и неравномерно вогнутыми НПС. Скульптура гладкая или слабоморщинистая.

Исследованный образец: Corsica, 1932, Aellen (LECB).

S. lavandulifolia Vahl [Sect. *Zietenia*] (табл. III, 3). Эремы 3.10—3.20 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., темно-коричневые, продолговато-эллипсоидальные, с сильно килеватыми на 1/3 от основания латеральными ребрами, с округло-треугольным латеральным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, неясно сетчатая, образована клетками неправильной формы с погруженными АС и выпуклыми или вогнутыми, деформированными НПС. Скульптура гладкая или слабо морщинистая.

Исследованные образцы: Копетдаг, 1928, Ярмоленко (LE); Avroman et Schahu, 1867, Haussknecht (LE).

S. rupestris Montbr. et Auch. ex Benth. [Sect. *Infrarosularis*] (табл. II, 5, 6). Эремы 2.70—2.80 мм дл., 1.60—1.70 мм шир., коричневые, продолговатые, слегка суженные, в сечении трехгранные с закругленными латеральными ребрами, в основании слабокилеватыми, на верхушке закругленные. Рубчик латеральный, ромбовидный. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, ячеистая, образована прямыми продолговатыми полигональными клетками с выступающими утолщенными АС и погруженными НПС. Скульптура струйчато-морщинистая.

Исследованный образец: Siria, 1908, N 2150, Haradjian (LE).

Sect. *Amblesia* Benth.

S. aegyptiaca Pers. [Sect. *Amblesia*] (табл. III, 7, 8). Эремы 3.20—3.30 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., темно-коричневые, продолговатые, от основания до середины с выраженными килеватыми латеральными ребрами, на верхушке закругленные. Рубчик латеральный, округло-эллиптический. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, ячеистая, образована округлыми клетками с выступающими извилистыми АС и вогнутыми НПС. Скульптура морщинисто-бугорчатая.

Исследованный образец: Helwan, 1971, Ibrahim (LE).

S. burchellii Benth. (табл. III, 6). Эремы 3.00—3.10 мм дл., 2.20—2.30 мм шир., темно-коричневые, округло-яйцевидные, с латеральными ребрами, килеватыми на 1/3 от основания, с небольшим ромбовидным латеральным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро слабо выражено. Поверхность гладкая, сетчатая, сложена округлыми или полигональными клетками с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС и прямыми или чаще выпуклыми НПС. Скульптура слабоморщинистая.

Исследованный образец: Africa Australis, Kew, N 1672 (LE).

S. hyssopoides Burch. ex Benth. Эремы 2.40—2.50 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., светло-коричневые, яйцевидно-эллипсоидальные, без выраженных латеральных ребер, с небольшим латеральным округлым рубчиком и с закругленной верхушкой. Вентральное ребро не выражено. Поверхность бугорчатая. Бугорки образованы группами приподнимающихся над поверхностью клеток, в промежутках между бугорками поверхность неясно ячеистая, сложена клетками неправильной формы, с прямыми или слабоизвилистыми АС и слабовогнутыми НПС. Скульптура мелкобугорчатая.

Исследованный образец: Africa Australis, Burchell (LE).

***S. inflata* Benth.** [Sect. *Ambleia*]. Эремы 2.60—2.70 мм дл., 1.80—1.90 мм шир., светло-коричневые, продолговато округло-яйцевидные, в основании с килеватыми латеральными ребрами, на верхушке закругленные. Рубчик латеральный, ромбовидный. Вентральное ребро слабо выражено. Поверхность гладкая, ячеистая, образована округлыми, прямыми, выступающими клетками с сильно утолщенными АС и вогнуто-ямчатыми НПС. Скульптура струйчато-морщинистая.

Исследованный образец: Ереван, 1950, Гожева (LE).

***S. lamareckii* Benth.** (табл. III, 2). Эремы 2.70—2.80 мм дл., 1.90—2.00 мм шир., коричневые, яйцевидно-продолговатые, с латеральными ребрами, килеватыми на 1/3 от основания, с небольшим треугольным латеральным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, сетчато-ямчатая, сложена удлинненными полигональными клетками с прямыми, погруженными АС и резко вогнутыми в центральной части НПС. Скульптура мелкоморщинистая.

Исследованный образец: Africa Australis (LE).

***S. linearis* Burch. ex Benth.** Эремы 2.90—3.00 мм дл., 2.10—2.20 мм шир., темно-коричневые, яйцевидно-округлые, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с небольшим базальным ромбовидным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, складчато-ямчатая, сложена клетками неправильной формы с извилистыми, погруженными, с нечеткими границами АС и вогнутыми или плоскими, реже выпуклыми, часто погруженными НПС. Скульптура морщинисто-струйчатая.

Исследованный образец: Africa Australis, Burchell (LE).

***S. palaestina* L.** [Sect. *Ambleia*]. Эремы 3.10—3.20 мм дл., 1.60—1.70 мм шир., черные, продолговато-яйцевидные, с латеральными ребрами, килеватыми на 2/3 от основания, с округло-треугольным латеральным рубчиком, на верхушке закругленные. Вентральное ребро отчетливо выражено. Поверхность гладкая, сложена округло-продолговатыми клетками, ячеистая, с выступающими над поверхностью АС и вогнутыми, гладкими НПС. Скульптура слабоморщинистая.

Исследованный образец: Palaestina, Sieber (LE).

***S. rugosa* Ait.** (табл. III, 4). Эремы 2.60—2.70 мм дл., 1.70—1.80 мм шир., коричневые, эллипсоидальные, без отчетливо выраженных латеральных ребер, с базальным рубчиком и закругленной верхушкой. Вентральное ребро не выражено. Поверхность гладкая, ячеисто-ямчатая, сложена мелкими округлыми клетками неправильной формы, с прямыми, утолщенными, выступающими АС и с резко углубленными в центре НПС. Скульптура слабоморщинистая.

Исследованные образцы: Africa Australis, 1836, Ecklon (LE); Africa Australis, 1837, Drege (LE).

Обсуждение

Анализ морфологических признаков эремов рода *Stachys* показал сравнительно однородную картину, не позволяющую с первого взгляда «по плодам» четко определить секционную принадлежность изучаемых видов. Однако более детальное исследование с учетом опубликованных ранее результатов (Крестовская, Васильева, 1998) тем не менее выявило некоторые закономерности. Более крупные размеры свойственны представителям секц. *Zietenia* sensu Benth (2.60—4.80 мм дл., 1.60—2.50 мм шир.), а также большинству изученных видов секц. *Ambleia* sensu Benth (2.40—3.25 мм дл., 1.60—2.30 мм шир.); наиболее мелкие размеры — представителям секц. *Stachyogypus* [Stachys] родства *Agrestes* (1.50—2.10 мм дл., 1.20—1.80 мм шир.) и секц. *Setifolia* (2.05—2.40 мм дл., 1.20—1.80 мм шир.). Представители других групп имеют эремы средних размеров (2.10—2.70 мм дл., 1.70—2.10 мм шир.).

Имеются также различия и по форме эремов. Так, для эремов видов секц. *Zietenia* sensu Benth более характерна продолговато-эллипсоидальная форма, а видам

секц. *Ambleia* sensu Bentham свойственна продолговато-яйцевидная форма, у большинства видов этой секции эремы имеют выраженные килеватые латеральные ребра.

Эремы видов этих двух секций достаточно неплохо отличаются по форме и размерам от эремов видов других секций. При этом *S. angustifolia*, отнесенный Bentham к секц. *Zietenia*, отличается и формой, и более мелкими размерами от остальных представителей секции. Вероятно, Bhattacharjee (1980) правомерно выделила его из этой секции. Но относить ли его вместе с *S. iberica* к секц. *Olisia* подсекц. *Rectae* или *S. angustifolia* заслуживает выделения в отдельную секцию *Ponthostachys* Коева (Коева-Тодоровска, 1978) — этот вопрос требует дальнейшего уточнения.

Эремы видов секц. *Eriostachys* [*Eriostomum*] характеризуются округло-эллипсоидальной (широкоэллипсоидальной) или яйцевидно-округлой формой, сравнительно крупными размерами, а также более или менее развитыми в основании килеватыми латеральными ребрами и ясно видимым вентральным ребром. Для них более характерна гладкая, а не скульптурированная поверхность. Эремы видов этой секции из подсекц. *Germanicae* характеризуются более притупленным основанием, а эремы из подсекц. *Creticae* имеют более заостренное основание.

Сравнительно неплохо отличаются от других эремы американских видов из группы родства *Agrestes* секц. *Stachyotypus* [*Stachys*], имеющие яйцевидно-эллипсоидальную или яйцевидно-шаровидную форму (в сочетании с очень мелкими размерами). Для них характерна слабо выраженная килеватость латеральных ребер, без явно видимого вентрального ребра. Можно предположить, что группа *Agrestes* заслуживает пересмотра ее таксономического ранга.

Виды секц. *Calostachys* также составляют достаточно однородную группу с округлыми, почти шаровидными (иногда округло-яйцевидными) без вентрального ребра эремами, относительно крупных размеров.

У представителей родства *Elatae* секц. *Stachyotypus* эремы характеризуются шаровидной формой и средними размерами.

Для эремов, относящихся к остальным секциям (а именно *Olisia*, *Campanistrum*, *Stachyotypus* [*Stachys*] (подсекц. *Sylvaticae*)) и др., также характерна шаровидная, округло-эллипсоидальная или эллипсоидальная форма. Причем эремы этих видов, обладающие близкими по значению размерами, визуально практически невозможно отнести к той или иной секции.

Почти в каждой секции встречаются представители как с гладкой, так и со скульптурированной поверхностью эремов. При этом наименее скульптурированные эремы характерны для секц. *Eriostachys* [*Eriostomum*] и *Ambleia*. Наиболее скульптурированные эремы у представителей американской секц. *Calostachys*, а также в секц. *Olisia* sensu Bentham [секц. *Campanistrum*] (за исключением *S. corsica*, выделенного Bhattacharjee (1980) в отдельную секц. *Corsica*, эремы которого имеют гладкую поверхность).

Четкой связи признаков структуры поверхности с географическим распространением видов не выявлено.

Более подробное исследование эремов с гладкой поверхностью показало, что, как правило, в пределах той или иной секции встречаются различные типы поверхности. Четкой приуроченности определенных типов к какой-либо из секций выявить не удалось, поскольку в каждой секции встречаются варианты, отклоняющиеся от характерного для нее типа поверхности. Однако следует указать на ряд секций, имеющих определенные характерные особенности в строении поверхности эремов.

Так, все представители секц. *Olisia* подсекц. *Annua* имеют крупноячеистый тип поверхности с бугорчатой или морщинистой скульптурой НПС. В секц. *Olisia* подсекц. *Rectae* при наличии разнообразных типов поверхности скульптура их всегда имеет морщинисто-струйчатый характер.

Виды секц. *Ambleia* характеризуются эремами с ячеистой или ячеисто-ямчатой поверхностью с морщинистой скульптурой НПС. Лишь *S. burchellii*, отнесенный Bentham (1848) к этой секции, имеет эремы с сетчатой поверхностью.

В секц. *Zietenia* преобладает сетчатая поверхность, однако *S. rupestris*, выделенный Bhattacharjee (1980) в отдельную секцию *Infrarosularis*, имеет иную, ячеистую, поверхность эремов.

Наибольшее разнообразие вариантов поверхности наблюдается у представителей секц. *Stachyotypus* [*Stachys*], что может свидетельствовать о ее таксономической неоднородности. Следует также отметить, что система американских видов в свете новых данных нуждается в основательной ревизии.

Перечисленные выше различия по форме, размерам и структуре поверхности эремов могут служить дополнительным аргументом в пользу справедливости выделения Bhattacharjee (1980) целого ряда секций и подсекций: *Infrarosularis*, *Aucheriana* и др. Соотнесение же систем Bentham и Bhattacharjee по роду *Stachys* не является целью данной статьи. Вероятно, это станет возможным только на основе всестороннего анализа совокупности всех морфологических признаков видов с учетом их географического распространения.

Выводы

1. В результате сравнительно-морфологического изучения выявлено, что эремы таксонов *Stachys* и *Betonica* имеют хорошо выраженные различия по форме и структуре поверхности их апикальной части. На основании этого, а также с учетом других морфологических особенностей целесообразно рассматривать таксон *Betonica* в качестве рода (подрода), а не в ранге секции рода *Stachys*.

2. В пределах рода *Stachys* по морфологическим признакам строения эремов различия между секциями выражены нечетко. Однако для эремов видов некоторых секций (*Amblesia*, *Zietenia*) характерны отличия по форме и размерам. Секц. *Eriostachys* [*Eriostomum*] — достаточно однородная группа по комплексу признаков (форма, размеры, скульптура поверхности). Практически в каждой секции встречаются виды с гладкой и скульптурированной поверхностью: наименее скульптурированные эремы в секц. *Eriostachys* [*Eriostomum*] и *Amblesia*, а наиболее скульптурированные — в секц. *Campanistrum*. В целом признаки строения эремов рода *Stachys* L. оказались недостаточно эффективными для целей надвидовой систематики.

3. Закономерностей географической приуроченности по структуре поверхности эремов не выявлено.

4. Эремы некоторых видов (*S. lavandulifolia*, *S. rupestris*, *S. setifera*, *S. marrubiiifolia*, *S. angustifolia* и др.) имеют довольно характерные макропризнаки, позволяющие использовать их при определении этих таксонов, а также при разного рода карпологических исследованиях.

Работа выполнена при поддержке Международного научного фонда (ISF), финансируемого Дж. Соросом и Правительством Российской Федерации (грант NV 3300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коева-Тодоровска Й. *Ponthostachys* — нова секция за род *Stachys* L. // Фитология. 1978. Кн. 10. С. 33—40.
- Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов *Betonica* и *Stachys* (секции *Eriostachys*, *Calostachys*, *Stachyotypus*) (*Lamiaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 1—12.
- Bentham G. *Labiatae* // *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Parisiis, 1848. Т. 12. P. 27—603.
- Bhattacharjee R. Taxonomic studies in *Stachys*: II A. New Infrageneric classification of *Stachys* L. // *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg*. 1980. Vol. 38. N 1. P. 65—96.

SUMMARY

The results of morphological investigation of fruits («nutlets») of 29 species of the genus *Stachys* (sect. *Olisia* Dumort., *Chilostachys* Benth., *Chamaesideritis* Reichenb., *Zietenia* (Gled.) Benth., *Ambleia* Benth.) are presented. The descriptions of «nutlets» are given. It was found that within *Stachys* differences in morphological characters of fruits between sections are indistinct. «Nutlets» of the species belonging to certain *Stachys* sections (*Ambleia*, *Zietenia* etc.) differ in shape and size while some species bear peculiar macrocharacters of diagnostic usage. It was concluded that characters of fruit («nutlets») morphology are unsufficiently effective at supraspecific level for purposes of *Stachys* taxonomy.

УДК 581.524.441 : 581.9 (571.121)

© О. В. Хитун, О. В. Ребристая

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ МЫСА ХОНОРАСАЛЕ (АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ ГЫДАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

O. V. KHITUN, O. V. REBRISTAYA. VEGETATION AND ECOTOPICAL STRUCTURE OF THE FLORA OF
CAPE KHONORASALE SURROUNDINGS (GYDANSKY PENINSULA, THE ARCTIC TUNDRA SUBZONE)

Обследована флора окрестностей мыса Хонорасале на северо-западном побережье Гыданского п-ва, насчитывающая 174 вида. Охарактеризованы парциальные флоры 18 типов экотопов. Рассмотрены «флористические ядра» парциальных флор с указанием частоты встречаемости и обилия видов в каждом типе экотопов. Флора характеризуется очень большой степенью однородности, сходство парциальных флор микроэкотопов достигает 80 %. При общем обеднении локальных флор к северу парциальные флоры многих экотопов оказываются богаче аналогичных в подзоне южных гипоарктических тундр.

В июле—августе 1987 г. Ямальский отряд II Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в составе О. В. Ребристой, О. В. Хитун и студентки ЛГУ Е. В. Ветриной проводил исследования на севере Гыданского п-ва в окрестностях мыса Хонорасале (71°25' с. ш., 73°10' в. д.) в низовьях реки Нгарка-Хорттяха, в южной полосе подзоны арктических тундр. Гыданский п-ов занимает обширное пространство в Западно-Сибирском секторе Арктики, от Обской губы на западе до Енисейского залива на востоке, вдается в Карское море двумя полуостровами; у основания западного п-ова Явай и расположен мыс Хонорасале.

В геоморфологическом отношении территория представляет собой слабо расчлененную, пологоувалистую слабозаболоченную равнину, где широкое развитие получили глубокозалегающие пластовые льды. По своему происхождению это абразионно-аккумулятивная морская равнина возраста казанцевской трансгрессии (начало позднего плейстоцена). Абсолютные высоты достигают в районе исследования 60 м, хотя наиболее обычны увалы высотой 30—40 м. Почвы тундровые глеевые, довольно широко распространены суглинки, но есть и поверхностные супеси и пески, на пологих склонах увалов часто значительно оторфованные. Из-за отсутствия метеостанций на Гыдане, вблизи района работ, мы приводим данные ближайшей станции «Тамбей», находящейся на противоположном берегу Обской губы, на Ямале (Справочник..., 1973). Средняя температура самого теплого месяца (августа) +6.4 °С, июля — +5.5; а самого холодного месяца (февраля) — -25.8 °С. Сумма температур выше +5 °С (наиболее благоприятных для роста и жизнедеятельности растений) довольно велика — 344 градусо-дня. Безморозный период длится в среднем 51 день. Среднегодовое количество осадков — 300 мм.

Относительно благоприятные климатические условия, распространение суглинистых и глинистых почв и, вероятно, история района сказались на уровне флористического богатства. Флора окрестностей мыса Хонорасале насчитывает 174 вида, принадлежащих к 30 семействам и 74 родам. Эта флора богаче, чем изученная нами несколько более северо-восточнее (на п-ове Мамонга) флора окрестностей мыса Матюйсале (149 видов), и значительно богаче ямальских флор из этой же

подзоны (по данным Ребристой (1995), флора окрестностей мыса Харасавэй — 125 видов).

Нами проводилось детальное флористическое обследование территории с использованием метода конкретных флор, при этом особое внимание было уделено внутри-ландшафтной структуре флоры и выявлению парциальных флор (ПФ) различных типов экотопов (ТЭ). Подобные исследования мы проводили ранее в подзоне южных гипоарктических тундр на Тазовском п-ове (Хитун, 1989, 1991). Детальное изучение ПФ различных экотопов позволяет определить широту экологической амплитуды каждого вида, проследить его поведение в разных экологических условиях, выявить его эколого-ценотический оптимум и оценить парциальную активность, а не только отметить редкость или обычность вида в данном районе.

Материал и методика

Экотопы выделяли на основании визуальной оценки своеобразия местоположения, условий дренажа и увлажнения, механического состава почвы и по сходству растительного покрова. Именно последнее играло решающую роль при объединении сходных по местоположению участков в один тип, так что фактически речь здесь идет о биотопах. Выделенные в поле типы экотопов (биотопов) несколько укрупнились в ходе камеральной обработки после первичного анализа их флористического состава (так, склоны различных румбов, сходные по прочим параметрам, объединили в один тип, поскольку наиболее богатые ПФ южных склонов полностью включают ПФ склонов других экспозиций). Всего нами было выделено 18 типов экотопов. В каждом типе с учетом обилия и редкости его в ландшафте делали не менее 5 описаний (исключение составляют лишь приморские лайды, обнаруженные лишь 1 раз). Анализировали «объединенные ПФ типов экотопов» (Марина, 1987), полученные в результате объединения флористических списков конкретных однотипных естественных контуров (биотопов); оценивали константность и обилие (т. е. компоненты парциальной активности (Юрцев, 1982)) каждого вида в каждом освоенном им типе экотопа. Константность (степень постоянства) вида в данном типе оценивали соответственно проценту описаний, в которых вид был отмечен, по 5-балльной шкале с интервалом в 20 % (Хитун, 1994). Видам, встреченным в 1—20 % описаний, присваивался балл 1; виды, встреченные более чем в 80 % описаний, получили балл 5. Уровень численности вида в пределах одного типа экотопов варьирует, тем не менее анализ величин проективного покрытия (ПП) и обилия, полученных глазомерно, позволяет выявить их наиболее обычные для вида в данном типе экотопов (модальные) значения. Моду проективного покрытия, т. е. величину покрытия, наиболее часто встречающуюся в описаниях, мы также оценили в баллах в логарифмической шкале. За основу была взята совмещенная шкала обилия-покрытия Баркмана, переведенная в баллы E. van der Maarel (1979). Вид, встреченный в количестве 1—3 особей (ПП значительно менее 1 %), получает балл 1; вид, встречающийся в единичном обилии (ПП около 1 %), получает балл 2; малочисленный вид (ПП 2—5 %) — балл 3; виды, встречающиеся рассеянно, или обильные, но в силу мелких размеров имеющие ПП не более 10 %, — балл 4; виды массовые (ПП 10—15 %) — балл 5; виды с ПП 16—25 % — балл 6; виды с ПП 26—50 % — балл 7; виды с ПП 50—75 % — балл 8, виды с ПП > 75 % получают 9 баллов. Ограниченность размера публикации не позволяет привести характеристику всех видов в ПФ, приводим лишь виды, образующие флористическое ядро (ФЯ) каждой ПФ. Под ФЯ мы понимаем комплекс видов, наиболее характерных для данного экотопа (Хитун, 1989), встречающихся в нем с высокой константностью (но не обязательно в большом обилии), «предпочитающих» данный ТЭ по сравнению с другими. Во флористическом ядре мы выделяем специфический компонент (s) — виды, входящие в флороценотический комплекс (Юрцев, 1976), т. е. характерные только для данного ТЭ (или для класса близких по условиям ТЭ), и неспецифический компонент (a). Специфический компонент мы распределили по двум группам. В группу s₁ включены виды с высокими

константностью и верностью, т. е. специфические модальные виды. Верность вида мы оценивали как величину, обратную широте экологической амплитуды (ШЭА) (Хитун, 1994). Проанализировав распределение каждого вида в ПФ по разным ТЭ, мы оценили ШЭА в баллах с шагом в 20 %, равным 1 баллу. Виды, освоившие не более 20 % ТЭ (т. е. найденные не более чем в 3 ТЭ), получили наименьший балл широты экологической амплитуды — 1 и соответственно наивысший балл верности — 5, а виды, освоившие более 80 % типов экотопов (т. е. встреченные более чем в 14 ТЭ), получили наибольший балл ШЭА — 5 и соответственно наименьший балл верности — 1. Во флороценотический комплекс мы включили только виды с верностью 5 или 4, т. е. встреченные только в данном ТЭ или в нескольких схожих, принадлежащих к одному классу типах экотопов. В группу s_2 включены специфические не модальные виды, т. е. верные виды с низкой константностью. В эту группу попали редкие виды, встреченные в районе всего по 1—3 раза. В ФЯ мы включили также и часть высокоактивных видов, освоивших широкий спектр экотопов в районе и постоянно встречающихся как в данном, так и во многих других типах (или классах) биотопов. Эти виды составляют модальный неспецифический элемент, они приведены в группе а.

Материал обрабатывали с помощью интегральной ботанической информационной системы IBIS — авторской разработки А. А. Зверева (1995), а также с использованием программ NTSYS и EXCEL. Для видов, входящих во флористическое ядро, мы указываем балльную оценку константности (числитель) и обилия (знаменатель). Названия сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) с учетом работы С. К. Черепанова (1995), названия мохообразных — по сводке О. М. Афониной и И. В. Чернядьевой (1995), но для ряда видов (роды *Drepanocladus*, *Calliergon*) сохранены традиционные названия, приведенные в указанной работе в качестве синонимов. Названия лишайников даны по работе М. П. Андреева (1984). Авторы видов не приводятся. В этой статье мы сохранили ту нумерацию типов экотопов, какой придерживались в предыдущих публикациях (Хитун, 1989, 1994), поэтому номера отсутствующих в районе типов экотопов пропущены.

Приводим флористическую характеристику экотопов и растительности на них, а затем анализ их парциальных флор.

Результаты и их обсуждение

Тип 1 — вершины водораздельных увалов с абсолютными высотами 40—60 м. Это плоские или слабонаклонные поверхности с низкобугорково-западинковым нанорельефом, иногда с редкими пятнами. Бугорки высотой 5—10 см, трещинки обычно скрыты моховым покровом. Глубина залегания мерзлоты в начале августа 35—40 см. Почва суглинистая или суглинистая переувлажненная. Более сухие (обычно супесчаные) водоразделы заняты разнотравно-дриадово-ивково(*S. polaris*)-осоково(*C. arctisibirica*)-моховыми тундрами, а более низкие и хуже дренированные — разнотравно-ивково-осоково-моховыми. Важной особенностью района в целом и водораздельных тундр в частности является отсутствие *Betula nana*, что считается признаком арктических тундр (Александрова, 1977). Одним из важнейших доминантов является ивка *Salix polaris*, которая существенно изменяет свою активность и широту экологической амплитуды в этой подзоне, становясь одним из самых активных и массовых видов. Необходимо также отметить обилие видов арктоальпийского разнотравья в плакорных сообществах, что не наблюдалось в более южных подзонах. Характерно развитие мощного мохового покрова. Общее проективное покрытие (ОПП) обычно около 100 %, ПП мхов — 80—90, лишайников — 10—30, дриады — (3) 10—30, ивки — 10—20, трав, осок, злаков — до 30 %.

Из мхов преобладают *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (типичная форма и var. *alaskanum*), *Dicranum angustum*, *Tomentypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*; присутствуют также *Polytrichum juniperinum*, *Anastrophyllum minutum*, *Tritomaria quinqueidentata*. Лишайники довольно обильны, состав их тривиален:

Cladina arbuscula, *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *C. alaskana*, *C. furcata*, *C. macroceras*, *C. amaurocraea*, изредка *C. gracilis*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *C. laevigata*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Bryoria nitidula*, *Peltigera canina*, *P. malacea*.

Объединенная ПФ¹ типа 1 (17 описаний) насчитывает 48 видов, в состав ФЯ мы включили 23 вида. Среди них в группе s₁ *Calamagrostis holmii* 4/4, *Luzula nivalis* 4/2, *L. tundricola* 2/2, *Draba alpina* 2/2, *D. glacialis* 1/1, *Vaccinium vitis-idaea*² 3/3, *Senecio atropurpureus* 4/2, *S. resedifolius* 2/2; в группе s₂ *Eriophorum brachyantherum* 1/2 (редкость этого вида обусловлена близостью к северной границе ареала), *Draba fladnizensis* 1/1 (возможно более обычен, но был пропущен в некоторых описаниях); в группе a *Carex arctisibirica* 5/6—7, *Salix polaris* 5/6, *Dryas octopetala* 4/4, *Arctagrostis latifolia* 5/3, *Alopecurus alpinus* 4/2, *Poa alpigena* subsp. *alpigena* 4/2, *Luzula confusa* 5/2, *Polygonum viviparum* 5/3 (этот вид очень широко распространен в районе и постоянно встречается практически во всех типах экотопов, хотя и в небольшом обилии), *Parrya nudicaulis* 4/2, *Saxifraga nelsoniana* 5/2, *Lagotis minor* 5/2, *Valeriana capitata* 5/2 и др.

Отроги водораздельных увалов обычно заканчиваются выпуклыми пятнистыми трещиноватыми взлобками (тип 6), переходящими в крутые короткие склоны (тип 11) с небольшими нивальными участками у подножия (тип 15), и разделены неширокими лощинами (тип 2), весной превращающимися во временные водотоки.

Тип 2 — плоские, довольно сырые днища лощин (временные водотоки), понижения на речных террасах. Эти местообитания заняты преимущественно разнотравно-осоковыми (*Carex concolor*) или разнотравно-злаково-пушицевыми (*Eriophorum polystachion*) сообществами. ОПП — 100 %, много ветоши — 20, мхи — 90, травы — 30—40 %. Участие кустарничков (*Salix polaris*, а также *S. reptans*, *S. lanata* высотой около 10 см) обычно незначительно (10—15 %). Из мхов наиболее заметную роль играют *Drepanocladus uncinatus*, *D. revolvens*, *D. vernicosus*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *C. stramineum*, *Ptilidium ciliare*, *Brachythecium* sp., *Pseudobryum cinclidioides*, *Bryum pseudotriquetrum*, изредка *Paludella squarrosa* и *Philonotis tomentella*.

ПФ типа 2 (7 описаний) насчитывает 39 видов, 20 видов мы включили в ФЯ. К группе s₁ отнесены *Hierochloë pauciflora* 3/3, *Dupontia fisheri* 3/3, *Eriophorum medium* 1/4, *Salix lanata* 1/3, *Cerastium jenisejense* 3/2, *Cardamine pratensis* 5/2, *Chrysosplenium alternifolium* 5/2, *Saxifraga foliolosa* 4/2. Наиболее обильны и значимы в покрове виды группы a: *Poa alpigena* subsp. *alpigena* 3/3, *Carex concolor* 5/5, *Eriophorum polystachion* 5/4, *Salix reptans* 3/3, *Pedicularis interioroides* 5/3, *Nardosmia frigida* 3/3, постоянно присутствуют в небольшом обилии *Polygonum viviparum* 5/2, *Rumex arcticus* 4/2, *Saxifraga cernua* 5/2, *S. hieracifolia* 5/2, *Polemonium acutiflorum* 4/2.

Долины рек и ручьев очень широкие, часто граничат с выпуклыми, хорошо выраженными шлейфами (тип 3) или длинными пологими склонами увалов (тип 14).

Тип 3 — шлейфы увалов, занятые разнотравно-осоково-моховыми тундрами, — широко распространен в районе исследования. Нанорельеф мелкобугорково-трещиноватый. Хорошо развит моховый покров. Преобладают те же виды мхов, что и в типе 1, чаще всего доминируют *Tomentypnum nitens*, *Hylocomium splendens* и *Ptilidium ciliare*, дающие рыжеватый аспект; обычны также *Dicranum elongatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Anthelia juratzkana*, *Anastrophyllum minutum*; изредка по трещинам встречаются *Meesia uliginosa*, *Dirichium flexicaule*, *Timmia austriaca*, *Tritomaria heterophylla*. Среди лишайников по сравнению с водоразделами более заметны листоватые *Peltigera aphota*,

¹ Поскольку речь в статье идет именно об объединенных ПФ, при дальнейшем изложении слово «объединенная» мы опускаем.

² Для видов, представленных в районе работ одним подвидом (*Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Lycopodium selago* subsp. *arcticum*, *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*), мы указываем только видовое название.

P. scabrosa, *P. canina*, *Nephroma expallidum*, *Lobaria linita*, *Dactylina arctica*. Присутствуют также практически все широко распространенные виды лишайников, отмеченные в типе 1. По составу сосудистых растений эти тундры близки к водораздельным, но в них встречаются и виды, предпочитающие относительно обогащенные субстраты, отсутствующие в типе 1 (виды группы s_1 : *Eutrema edwardsii* 2/2, *Cardamine bellidifolia* 3/2, *Pyrola grandiflora* 2/2, *Saxifraga caespitosa* 2/2). Образуют аспект при цветении обычно виды из группы a , имеющие относительно высокие цветоносы (*Rumex arcticus* 3/3, *Saxifraga cernua* 4/2, *S. nelsoniana* 5/2—3, *Polemonium acutiflorum* 4/3, *Valeriana capitata* 5/3). Они дают хорошо заметную издали бледно-розово-красно-фиолетовую гамму на рыжевато-белом фоне мхов. ОПП на шлейфах обычно достигает 100 %, ПП мхов — 90—98, трав и осок — 30—40, ив — около 10 (высота их до 10—15 см), ивки (*S. polaris*) — 5—15, лишайников — до 20 %.

ПФ типа 3 (16 описаний) насчитывает 55 видов, в ФЯ включены 26 видов. Кроме уже перечисленных в группу s_1 включены *Calamagrostis holmii* 2/3, *C. neglecta* 2/2, *Eriophorum vaginatum* 2/2, *Luzula nivalis* 3/2, *Salix glauca* 1/5, *S. lanata* 2/4, *S. pulchra* 1/2, *Ranunculus affinis* 2/2, *R. sulphureus* 2/2, *Draba oblongata* 1/1, *Senecio atropurpureus* 4/2; в группу a — *Alopecurus alpinus* 3/2, *Poa arctica* 3/3, *Carex arcticisibirica* 4/6, *Luzula confusa* 4/2, *Salix polaris* 5/6, *S. reptans* 4/4, *Polygonum viviparum* 5/3, *Dryas octopetala* 3/3, *Lagotis minor* 4/2, *Eritrichium villosum* 3/2.

На длинных пологих склонах долин и на плоских участках в долине изредка встречаются тундрово-болотные плоско-полигональные комплексы с разным соотношением бугров (тип 4) — 40—70 % и мочажин (тип 18) — 30—60 %.

Тип 4 — торфянистые плоские бугры тундрово-болотных комплексов. Обычно это небольшие образования 2 × 3, 3 × 4 м в диам. и (10) 20—30 (60) см выс. Часто в одном комплексе встречаются бугры мошкрово-моховые, бугры диокраново-политриховые с пересохшей дерниной, почти лишенные сосудистых растений, и более низкие, еще только «зарождающиеся» бугры, занятые ивово-осоково-пушицевыми (*Eriophorum polystachion*) сообществами. Из мхов на буграх наиболее обычны *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *P. hyperboreum*, *Dicranum angustum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Tomentypnum nitens* (этот вид на Гыдане гораздо более активен, чем на Ямале, где он свойствен только наиболее евтрофным местообитаниям). ПФ типа 4 (8 описаний) насчитывает 36 видов, ФЯ — 15 видов. В группе s_1 — *Salix pulchra* 4/3, *S. glauca* 2/2, *Eriophorum vaginatum* 1/6, *Calamagrostis holmii* 3/3, *Ranunculus lapponicus* 4/2—3, *Rubus chamaemorus* 4/6, *Senecio atropurpureus* 4/1; в группе s_2 — *Salix fuscescens* 1/1; в группе a — *Salix polaris* 5/5, *Poa arctica* 5/2—3, *Polygonum viviparum* 5/3, *Saxifraga nelsoniana* 4/2, *S. cernua* 4/2, *Valeriana capitata* 4/2.

Тип 5 — дренированные речные террасы, периодически заливаемые повышения в пойме реки, занятые разнотравно-ивово(*Salix reptans*)-моховыми сообществами, различающимися сомкнутостью, степенью развития мохового покрова и органогенного горизонта почвы, соотношением доминантов. В прирусловой части низкой террасы на неразвитых песчаных почвах растительность несомкнутая, сплошной моховый покров отсутствует, а чуть далее от русла и на террасах более высокого уровня распространены сообщества с хорошо развитым моховым покровом (мощностью до 10 см) из *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens*, *Brachythecium* sp., *Dicranum spadiceum*. В подзоне южных тундр нами выделялся особый тип 7 — высокие речные террасы на неразвитых песчаных почвах (участки рядом с отмелями, возвышающиеся над пляжем в виде небольшого уступа, или вдоль подмываемого высокого берега) с травяно-кустарничковыми группировками или густым невысоким (< 80 см) ивняком. В окрестностях Хонорасале такие участки встречаются, но высота ивняков, маркирующих высокий берег, не более 20 см. Визуально и флористически они сходны с прирусловыми участками низкой террасы и отнесены к типу 5. Эти участки отличаются от зрелых террас меньшим видовым богатством (их ПФ насчитывает 35 видов и полностью включается в ПФ типа 5), несомкнутостью покрова, малым участием мхов,

приуроченных в основном к трещинам или небольшим промоинам (*Dicranella subulata*, *D. crista*, виды *Bryum*, *Bartramia ithyphylla*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia prolifera*, *P. drummondii*, а также *Calliergon sarmentosum*, *Plagiomnium ellipticum*). По сравнению со склонами и шлейфами увалов на речных террасах довольно обилён хвощ. Для террас характерно чередование более высоких дренированных участков (тип 5) и плохо дренированных понижений (тип 2) и еще более сырых участков, занятых болотами (тип 19).

ПФ типа 5 (13 описаний) насчитывает 60 видов сосудистых растений, ФЯ — 37 видов. В группу s_1 включены *Salix lanata* 3/3, *Calamagrostis neglecta* 3/3, *Luzula nivalis* 3/2, *Eutrema edwardsii* 3/2, *Polygonum ellipticum* 2/2, *Ranunculus affinis* 2/1, *R. sulphureus* 3/2, *Draba oblongata* 3/1, *Saxifraga cespitosa* 3/2, *Antennaria villifera* 3/2, *Tanacetum bipinnatum* 3/2; в группу s_2 — *Equisetum variegatum* 1/2, *Salix ovalifolia* 1/1, *Stellaria ciliatosepala* 2/2; в группу a — *Equisetum arvense* 5/3, *Alopecurus alpinus* 5/3, *Festuca cryophila* 4/2, *Carex concolor* 4/3, *Polygonum viviparum* 5/3, *Rumex arcticus* 3/3, *Salix reptans* 5/5—6, *Saxifraga hieracifolia* 5/2, *Astragalus subpolaris* 3/2—3 и другие активные виды, характерные также и для типа 3.

Тип 6 — краевые части увалов (плоские взлобки, обдуваемые ветром) с минимальным снеговым покровом зимой, занятые 2 вариантами пятнистых бугорковато-трещиноватых тундр в зависимости от грунта. На более легких почвах (супесях, песках, легких суглинках) отмечен более широко распространенный вариант — разнотравно-дриадово-ивково-лишайниковые тундры с пятнами 30—40 (60) см в диам., расположенными на невысоких (5—10 см) бугорках и почти полностью заросшими лишайниками и печеночными мхами. ОПП в таких тундрах от 80 до 95 %, задернованные пятна минерального грунта — 5—20 %, задернованные пятна на бугорках — около 60, трещины — около 30 %. Глубина протаивания достигает 90 см. Несколько реже на более тяжелых почвах (суглинках, глинах) встречается другой вариант пятнистых тундр — разнотравно-дриадово-ивковые, где пятна не задернованы и обычно более мелкие (20 × 30, 30 × 40 см), а трещины более глубокие. ОПП в них, как правило, около 50—60 % и лишайники практически отсутствуют. Сосудистые растения в обоих вариантах почти одинаковы по видовому составу и приурочены к трещинам. Мхи, за исключением *Gymnomitrium corallioides* в первом варианте, также в основном растут в трещинах и составляют не более 20 % ОПП. Наиболее важную роль в первом варианте играют лишайники (до 50 % ПП): *Cornicularia divergens*, *Cetraria cucullata*, *Cladonia macroceras*, *Sphaerophorus globosus*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, обильны накипные *Lecanora epibryon*, *Hypogymnia subobscura*, *Psoroma hypnorum*, *Parmelia omphalodes*, *Ochrolechia frigida*, *Pertusaria pertusa*, *P. dactylina*, *Cladonia pyxidata*, *C. coccifera*. Процентное соотношение разных видов цветковых варьирует, обычно дриада и ивка составляют 30—50 % ОПП, прочие травы — 10 %.

ПФ типа 6 (14 описаний) насчитывает 48 видов, в ФЯ мы включили 23 вида. В группе s_1 — *Hierochloë alpina* 2/3, *Luzula tundricola* 2/2, *Minuartia arctica* 5/2, *M. macrocarpa* 4/2, *Papaver lapponicum* 4/1, *Draba glacialis* 3/1, *Vaccinium vitis-idaea* 2/3, *Pedicularis hirsuta* 4/2; в группе s_2 — *Festuca brachyphylla* 2/1, *Gastrolychnis apetala* 1/1, *Draba pauciflora* 2/1, *D. subcapitata* 1/1 (возможно, редкость этих видов крупок — результат недо выявления их в конкретных описаниях), *Saxifraga tenuis* 1/1, *Cassiope tetragona* 1/1, *Androsace triflora* 1/1; в группе a — *Carex arctisibirica* 4/3—4, *Dryas octopetala* 5/5, *Salix nummularia* 5/6, *Luzula confusa* 5/2, *Lloydia serotina* 5/2 и др.

Тип 8 — крутые (уклон до 30°), довольно длинные (до 30—40 м протяженностью) склоны коренного берега реки или Обской губы, супесчаные или суглинистые, хорошо дренированные и наиболее прогреваемые (особенно склоны южной экспозиции). Глубина протаивания достигает 80—90 см. Нанорельеф мелкобугорковато-ступенчато-трещиноватый. Это самые благоприятные и соответственно самые богатые видами сосудистых растений местообитания. Склоны-яры заняты красочными полидоминантными разнотравными (кустарничково-злаково-разнотравными) луговыми

сообществами. ОПП на них обычно около 90 %, ПП кустарничков (дриада, *Salix nummularia*) — не более 40 %, трав — 60—80, мхов (*Pogonatum dentatum*, *Polytrichum alpinum*, *Ceratodon purpureus*, виды *Pohlia*, *Bryum*) — не более 3 %.

ПФ типа 8 (24 описания) насчитывает 73 вида, ФЯ — 50 видов. Здесь отмечено наибольшее число редких стенолюбивых видов, нигде более не встречаемых, а также гипоарктические кустарнички на пределе своего распространения. В группу s_2 здесь включены *Festuca viviparoidea* 1/2, *Bromus pumellianus* 1/2, *Draba cinerea* 2/1, *D. pseudopilosa* 1/1, *Saxifraga bronchialis* 1/2, *Taraxacum ceratophorum* 1/2, *T. lateritium* 1/2, *T. arcticum* 1/1, а также *Arctostaphylos alpina* 1/1; из группы s_1 обычные в малом обилии *Cerastium arvense* 3/2, *Minuartia rubella* 2/2, *Gastrolachnis affinis* 3/2, *D. nivalis* 2/1, *Potentilla hyperborea* 2/2, *Androsace septentrionalis* 3/1—2, *Armeria maritima* 3/1—2, *Tanacetum bipinnatum* 4/3, *Erigeron eriocalyx* 2/2, *Antennaria villifera* 3/2—3, *Taraxacum macilentum* 2/2, реже встречаются *Astragalus umbellatus* 1/2—3, *Vaccinium uliginosum* 2/2—3. Среди доминантов — виды групп s_1 и а, по мере зацветания которых аспект на этих склонах меняется от беловато-желто-голубого во время цветения *Ranunculus borealis* 4/4, *Pedicularis oederi* 3/3, *Lloydia serotina* 4/3, *Cerastium maximum* 4/3—4, *Dryas octopetala* и *D. vagans* — 5/4 (оценить их участие раздельно невозможно), *Oxytropis sordida* 3/4, *Myosotis asiatica* 5/3 к розовато-сиреневому от цветков *Polygonum ellipticum* 3/5, *Astragalus subpolaris* 3/4, *Hedysarum arcticum* 1/5, *Pedicularis verticillata* 1/2—3, *Campanula rotundifolia* 3/2—3. По трещинкам разрастается *Saxifraga cernua* (3/2—3). Обильны на таких склонах и злаки: *Alopecurus alpinus* 4/3, *Poa alpigena* (subsp. *alpigena* и subsp. *colpodea*) 3/4—5, *Koeleria asiatica* 3/3, *Festuca ovina* 3/3, *F. cryophila* 5/4.

Тип 9 — песчаные обрывы высокого берега реки или сильно эродированные привершинные части склонов коренного берега речной долины, где нет сплошного растительного покрова. Эти местообитания заняты разреженными разнотравно-злаковыми группировками, ОПП в которых не превышает 30 %.

ПФ типа 9 (8 описаний) насчитывает 56 видов, в ФЯ мы включили 25 из них, в том числе в группу s_1 — *Poa alpigena* subsp. *colpodea* 4/3—4, *Deschampsia sukatschewii* 2/2, *Trisetum spicatum* 2/2, *Minuartia rubella* 3/1, *Cerastium maximum* 4/2, *C. arvense* 3/2, *Arabis septentrionalis* 5/2, *Draba hirta* 5/2, *Draba nivalis* 4/1, *Saxifraga nivalis* 2/1, *Androsace septentrionalis* 3/1—2, *Armeria maritima* 4/2, *Polemonium boreale* 2/1—2, *Artemisia tilesii* 2/2, *Taraxacum macilentum* 3/1—2; в группу s_2 — *Cerastium alpinum* 1/1, *Androsace chamaejasme* 1/1. Среди видов группы а — *Alopecurus alpinus* 3/3, *Festuca cryophila* 5/2—3, *Salix reptans* 4/2, *S. nummularia* 5/3, *Ranunculus borealis* 4/2, *Myosotis asiatica* 5/2.

Тип 10 — эродированные пески на плоских поверхностях. На вершинах увалов, где с поверхности залегают пески, довольно часто обширные участки подвергаются ветровой эрозии, в результате чего образуются обширные (диаметром до нескольких десятков метров) песчаные раздувы (как неглубокие «кратеры» или массивы развееваемых песков). Иногда среди песка попадаются галечник и щебень. ОПП в таких участках не превышает 5—10, чаще 2—3 %. В этот тип мы отнесли и участки речных пляжей, практически лишенные растительности. Приморские песчаные пляжи в этом районе отсутствовали, только один небольшой участок был встречен близ устья реки.

ПФ типа 10 (8 описаний) насчитывает 37 видов, в ФЯ мы включили 20: в группу s_1 — *Poa alpigena* subsp. *colpodea* 5/2—3, *Festuca cryophila* 5/2—3, *Koeleria asiatica* 5/2, *Cerastium arvense* 4/1—2, *Gastrolachnis affinis* 5/1, *Minuartia arctica* 4/1, *M. rubella* 3/1, *Arabis septentrionalis* 5/1—2, *Papaver lapponicum* 4/1, *Armeria maritima* 5/1—2, *Polemonium boreale* 3/1, *Artemisia borealis* 5/1; в группу s_2 — *Cerastium alpinum* 1/1, *Rumex graminifolius* 1/1 (этот вид был найден только 1 раз на приморских развееваемых песках), *Androsace triflora* 1/1. Среди активных видов наиболее заметны здесь *Luzula confusa* 5/2, *Salix nummularia* 5/2.

Тип 11 — довольно короткие (5—10 м, изредка до 30 м), относительно крутые (уклон 10—15°) склоны языков увалов в лощины. Обычно они не столь красочны,

как склоны-яры, особенно южной экспозиции, а заняты сообществами, близкими по видовому составу к водораздельным, но отличающимися от последних гораздо меньшим участием мхов, отсутствием сплошной моховой дернины, относительным обилием лишайников, большим участием злаков. Здесь отмечено довольно много редких видов. На таких склонах встречаются разные варианты разреженных разнотравно-злаково-кустарничково-политрихово-лишайниковых сообществ, характерно большое количество ветоши. ОПП — 80 %, ветошь — 15, злаки и разнотравье — 5—15, кустарнички — 20—30, мхи — 5—30, лишайники — 10—40 %. Нанорельеф солифлюкционный ступенчато-бугоркато-трещиноватый, причем трещины часто остаются незадернованными. Глубина протаивания достигает 60 см. Из лишайников здесь часто обильны *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. islandica*, *Cladonia uncialis*, *Cladonia arbuscula*, *Thamnolia vermicularis*, виды *Stereocaulon*. Из мхов преобладают *Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*, *P. piliferum*, виды *Bryum*, *Dicranum spadicum*, иногда *Timmia austriaca*.

ПФ типа 11 (11 описаний) насчитывает 61 вид, в ФЯ мы включили 30 видов. В группу s_1 включены *Hierochloë alpina* 3/3, *Antennaria villifera* 4/2, *Pachypleurum alpinum* 3/3, *Polygonum ellipticum* 3/3, *Saussurea tilesii* 3/2, *Vaccinium vitis-idaea* 3/2, *V. uliginosum* 2/3, *Dryas vagans* 2/+ (различить 2 вида дриады в поле практически невозможно, поэтому обилие оцениваем лишь для одного), *Artemisia borealis* 3/2; в группу s_2 — *Lycopodium selago* 1/1, *Calamagrostis lapponica* 2/2, *Carex vaginata* 1/2, *Draba cinerea* 1/1, *Cassiope tetragona* 1/1, *Empetrum subholarcticum* 1/1, *Androsace triflora* 1/1; из активных видов наиболее важны *Salix nummularia* 5/6, *Dryas octopetala* 4/5, *Salix polaris* 4/4, *Poa alpigena* subsp. *alpigena* 5/3, *Festuca cryophila* 4/2, *Luzula confusa* 4/2, *Parrya nudicaulis* 4/2, *Equisetum arvense* 3/3 и др.

Тип 14 — длинные (до 100 м), очень пологие склоны увалов. Флористически они очень близки выпуклым шлейфам и вершинам увалов, но на таких склонах чаще встречаются сырые суглинистые пятна, окруженные валиком и заросшие печеночными мхами и водорослями. Нанорельеф бугорково-трещиноватый, скрыт под толстой моховой дерниной. Глубина протаивания около 50 см, почва преимущественно суглинистая. Растительность представляет собой пятнистую разнотравно-ивково(*Salix polaris*)-дриадово-осоково-моховую тундру с заметным участием *Salix reptans* (10—15 см выс.). Среди мхов и лишайников наиболее обильны те же виды, что и в типах 1 и 3. ОПП — 95 %, доля заросших пятен может составлять до 40 %. ПП мхов — до 80 %, лишайников — около 5, кустарничков — от 20 до 40, ивы (*S. reptans*) — до 15 %.

Объединенная ПФ типа 14 (7 описаний) насчитывает 57 видов сосудистых растений, к ФЯ мы отнесли 31 вид. Хотя большую часть ПФ составляют активные неспецифические виды (группа а такая же, как в типах 1 и 3), есть и менее широко распространенные виды группы s_1 : *Luzula tundricola* 3/2, *Juncus biglumis* 2/1 (на пятнах), *Eriophorum vaginatum* 2/2, *E. scheuchzeri* 1/1 (на пятнах), *Minuartia macrocarpa* 2/2, *Potentilla hyparctica* 1/1 (на пятнах), *Astragalus umbellatus* 2/2—3, *Saxifraga caespitosa* 2/2, *Senecio resedifolius* 3/2; в группе s_2 — *Equisetum scirpoides* 1/1, *Gastrolychnis apetala* 1/1, *Draba pauciflora* 1/1, а также встреченные только на пятнах *Epilobium davuricum* 1/1, *Sagina intermedia* 1/1, *Eriophorum brachyantherum* 1/1.

Тип 15 — нивальные местообитания. У подножий крутых склонов увалов (довольно узкой полосой, обычно не более 10 м шириной) или в вогнутостях на склонах, где накапливается много снега, развиваются хионофитные разнотравно-ивково-мелкомоховые сообщества. Растительный покров в таких сообществах часто несомкнутый (ОПП — 60—80 %), характерно большое количество ветоши (до 40 %), разнотравья — около 20 %, моховый покров слабо развитый (40 %), обильны *Dicranum spadicum*, *D. elongatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Bryum* sp. и печеночные мхи. Из лишайников в таких экотопах наиболее обычны *Cladonia chlorophaea*, *C. macroceras*, *Cetraria delisei*, *Nephroma expallidum*, *Stricta arctica*, *Peltigera aptosa*, *P. canina*, *Lobaria linita*, *Stereocaulon* sp.

ПФ сосудистых растений типа 15 (12 описаний) насчитывает 55 видов, в ФЯ включено 23 вида. В группе s_1 — *Carex lachenalii* 3/3, *Juncus biglumis* 2/2, *Salix arctica* 2/2, *Oxyria digyna* 3/2, *Minuartia biflora* 2/2, *Ranunculus nivalis* 2/2, *R. pygmaeus* 3/2, *R. sulphureus* 2/2, *Draba glacialis* 2/2, *Artemisia tilesii* 3/2; в группе s_2 — *Equisetum variegatum* 1/2, *Lycopodium dubium* 1/1, *L. selago* 1/1, *Cerastium regellii* 1/2; в группе а — *Salix polaris* 4/4—5, *Polygonum viviparum* 4/2, *Ranunculus borealis* 5/2, *Saxifraga hircifolia* 4/2, *Polemonium acutiflorum* 3/2, *Eritrichium villosum* 4/2, *Lagotis minor* 5/2, *Petasites frigidus* 3/2.

Тип 16 — сулинные оползни. На склонах лощин в результате смещения масс сезонно-талого слоя во время схода оползня обнажаются нижележащие (обычно глинистые) горизонты. Подобную картину с переслоением песков и глин можно наблюдать и в промоинах коренного берега, где продолжаются эрозионные процессы. Это очень динамичные местообитания, неблагоприятные для большинства видов по своим условиям, успешно заселяемые лишь видами-эксплерентами, преимущественно злаками. Прочие встреченные здесь виды чаще всего случайны, и их состав очень изменчив на первичной стадии зарастания. Там, где наблюдается относительная стабилизация поверхности, нами описаны злаковые группировки различной сомкнутости (ОПП от 5 до 40 %). Более позднюю стадию зарастания на выположенных старых оползневых цирках мы рассматриваем как другой биотоп (тип 21). Мы включили в ПФ только виды, встреченные на поверхности скольжения (на размытом минеральном грунте). Виды, растущие только на смещенных блоках с сохранившейся исходной растительностью, если они не вышли на поверхность скольжения, мы не учитывали.

ПФ этого типа (13 описаний) насчитывает 48 видов, 20 видов мы включили в ФЯ. К группе s_1 мы отнесли *Deschampsia borealis* 2/2—3, *D. glauca* 4/3—4, *Poa alpigena* subsp. *colpodea* 5/3—4, *Puccinellia sibirica* 3/2, *Phippsia concinna* 2/2, *Eriophorum scheuchzeri* 1/3, *Cochlearia arctica* 4/2, *Draba hirta* 4/1, *Saxifraga nivalis* 2/1, *Artemisia tilesii* 5/2—3, *Taraxacum macilentum* 1/1, *Tripleurospermum hookeri* 5/3—4; к группе s_2 — *Poa pratensis* 1/1, *Phippsia algida* 1/1, *Deschampsia sukatschewii* 1/1, *Cochlearia groenlandica* 1/1. В группу а включены *Equisetum arvense* 3/2, *Alopecurus alpinus* 5/3—4, *Festuca cryophila* 4/3, *Salix reptans* 3/2.

Тип 18 — мочажины тундрово-болотных комплексов в долине, занятые пушицево-осоково-моховыми сообществами. Как и в южных тундрах, это один из самых олиготрофных и соответственно бедных видами типов экотопов. По видовому составу они сходны с осоковыми болотами (тип 19) и с сырыми днищами лощин (тип 2), но почти на 10 видов беднее этих экотопов. ПФ — 28 видов (7 описаний), ФЯ — 14 видов. В группе s_1 — *Carex rariflora* 1/5—6, *Dupontia fisheri* 1/3, *Eriophorum medium* 1/6, *Caltha arctica* 3/2—3, *Salix pulchra* 2/1, *Cardamine pratensis* 3/2, *Saxifraga foliolosa* 3/2, *Pedicularis interioroides* 3/2, *P. albolabiata* 3/1; в группе а — *Carex concolor* 5/7, *Eriophorum polystachion* 5/6, *Salix reptans* 5/2—3, *Polygonum viviparum* 5/2, *Polemonium acutiflorum* 5/2.

Тип 19 — понижения в центральной части долины реки, занятые осоково-моховыми болотами. Моховый покров — до 100 %. Мхи преимущественно гипновые с отдельными сфагновыми синузиями (до 20 %), где встречены *Sphagnum squarrosum*, *S. contortum*, *S. compactum* и др. Доминантами бывают разные виды мхов, в том числе *Calliergon stramineum*, *C. sarmentosum*, *Drepanocladus vernicosus*, *D. revolvens*, часто встречаются *Cinclidium subrotundum*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Meesia triquetra*, *Campyllum zemliae*, редок *Polytrichum jensenii*, в примеси встречается *Chiloscyphus fragilis*. Выделявшиеся нами в подзоне южных тундр кустарничково-сфагновые болота (тип 20) здесь отсутствуют, поскольку выпали виды гипоарктических кустарничков, а сфагновые мхи, хотя и распространены относительно широко по сравнению с другими пунктами в этой подзоне, занимают подчиненное положение в моховом покрове. ОПП в зависимости от степени обводненности до 100 %, ПП ив (если присутствуют) — не более 15 %, ПП злаков, осок — не менее 60 %.

ПФ типа 19 (10 описаний) — 37 видов, ФЯ — 23 вида. В группе s_1 — *Hierochloë pauciflora* 4/3, *Dupontia fisheri* 5/3—4, *Eriophorum medium* 5/3, *Carex rariflora* 3/2, *Luzula wahlenbergii* 2/2, *Caltha arctica* 3/2—3, *Ranunculus pallasii* 2/2—3, *Stellaria ciliatocephala* 3/2, *S. crassifolia* 4/2, *Cerastium jenisejense* 3/2, *Cardamine pratensis* 5/3, *Saxifraga foliolosa* 4/2, *Comarum palustre* 3/3, *Pedicularis interioroides* 3/2, *P. alboblata* 3/1; в группе s_2 — *Equisetum variegatum* 2/2, *Eriophorum russeolum* 1/2—3, *Caltha palustris* 1/2, *Epilobium palustre* 2/2; в группе a — *Carex concolor* 5/6, *Eriophorum polystachion* 5/4—5, *Salix reptans* 5/3, *Polygonum viviparum* 5/2, *Nardosmia frigida* 4/2.

Тип 21 — старые заросшие оползневые цирки. Оползни сошли, по-видимому, не менее 50 лет назад (Ребристая и др., 1995). Поверхность скольжения выровнялась; отдельные блоки смещенного грунта, сохранявшиеся на ней, размылись. Внешне ложе оползня выглядит довольно однородным: сформировался сплошной растительный покров, важное участие в котором принимают мхи (*Drepanocladus uncinatus*, *Campyllum zemliae*, *Aulacomnium turgidum*, виды *Pohlia*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Brachythecium* sp., *Bryum* sp.), и тончайший (1 см) перегнойный почвенный горизонт.

ПФ типа 21 (5 описаний) насчитывает 39 видов, в ФЯ мы включили 16 видов. В группу s_1 включены *Poa alpigena* subsp. *colpodea* 4/5, *Deschampsia glauca* 3/3, *Cerastium maximum* 4/2, *Astragalus subpolaris* 3/2, *Pedicularis verticillata* 4/2, *Erigeron eriocalyx* 3/1, *Artemisia tilesii* 4/3; в группу s_2 — *Taraxacum ceratophorum* 1/2; в группу a — *Equisetum arvense* 4/3, *Alopecurus alpinus* 5/3—4, *Festuca cryophila* 3/3, *Salix reptans* 3/4, *Ranunculus borealis* 5/3, *Draba hirta* 4/2, *Myosotis asiatica* 5/2, *Saxifraga cernua* 3/2.

Тип 22 — водные экотопы. В ПФ мы включили виды, растущие в термокарстовых озерах, на наилках или сырых торфяных валиках вокруг озерков и на илистых или сырых песчаных отмелях рек. В этой ПФ, насчитывающей 12 видов, за двумя исключениями (*Equisetum arvense* и *Carex concolor*), содержатся лишь узкоспециализированные виды группы s_1 , встречающиеся в этом типе местообитаний повсеместно на Гыдане и Ямале: *Sparganium hyperboreum*, *Arctophila fulva*, *Caltha arctica*, *Stellaria crassifolia*, *Ranunculus hyperboreus*, *Ranunculus pallasii*, *Cardamine pratensis*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Comarum palustre*, *Hippuris lanceolata*.

Тип 23 — приморская низменность. Представляет собой низкий суглинистый заиленный, местами заболоченный берег и небольшие участки заливаемого пляжа близ устья реки Нгарка-Хортыха. Такие участки очень фрагментарны и мало напоминают типичные засоленные приморские марши, какие можно наблюдать на Чукотке, но тем не менее эти экотопы и в Западно-Сибирской Арктике имеют определенный специфический набор видов с облигатно-галофитным ядром, большинство из которых встречаются повсеместно в регионе (Ребристая, 1997). ПФ насчитывает 31 вид (1 список), ФЯ — 15. Здесь большой комплекс высокоспецифических видов, нигде более не встреченных (s_2): *Puccinellia phryganodes*, *Carex glareosa*, *C. subspatheacea*, *C. minuscula*, *C. ursina*, *Dupontia psilosantha*, *D. fisheri*, *Stellaria humifusa*, *Ranunculus hyperboreus*, *Ranunculus spitzbergensis*, *Cochlearia groenlandica*, *Saxifraga hyperborea*, а также *Arctophila fulva* и *Tripleurospermum hookeri* (s_1). В ПФ включены также и некоторые из активных в районе тундровых видов.

Локальная флора окрестностей мыса Хонорасале довольно богата видами (174). Это связано с тем, что выпадение значительного числа бореальных видов компенсируется также значительным притоком арктического элемента. Многие семейства находятся на северном пределе своего ареала. Так, *Ericaceae*, *Empetraceae*, *Pyrolaceae* здесь еще присутствуют, но их представители редки. Важно отметить, что многие сибирские арктические и арктоальпийские виды, обычные на Таймыре (*Gastrolychnis apetala*, *Saxifraga cespitosa*, *Senecio resedifolius*, *Saussurea tilesii*, *Astragalus umbellatus*, *Androsace triflora* и др.), встречены в районе Хонорасале и доходят до Обской губы, но не переходят на Ямал, что, по-видимому, связано с четвертичной историей Гыдана и Ямала и подчеркивает важную роль Обской губы как флористического рубежа.

ТАБЛИЦА 1

Общее число видов, родов, семейств и число видов в 12 ведущих семействах в парциальных флорах типов экотопов и в локальной флоре (ДФ) окрестностей мыса Хонорасале в целом

Показатель	Парциальная флора типа экотопов																		ЛФ
	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11	14	15	16	18	19	21	22	23	
Число видов родов семейств	48	39	54	35	61	48	74	56	36	61	58	55	48	28	37	39	11	31	174
	28	26	32	22	37	35	47	42	28	48	37	40	36	17	24	29	10	20	74
	16	15	17	14	21	20	23	20	17	26	21	21	17	12	15	18	9	12	30
Число видов в семействе <i>Rosaceae</i> <i>Brassicaceae</i> <i>Caryophyllaceae</i> <i>Cyperaceae</i> <i>Asteraceae</i> <i>Saxifragaceae</i> <i>Ranunculaceae</i> <i>Salicaceae</i> <i>Scrophulariaceae</i> <i>Juncaceae</i> <i>Polygonaceae</i> <i>Rosaceae</i>	6	5	7	5	7	8	10	10	6	7	6	6	13	3	4	8	1	4	28
	6	4	6	1	6	6	7	4	3	4	5	3	7	1	1	2	1	2	17
	3	2	2	1	3	4	7	6	6	4	4	4	3	1	3	1	1	2	16
	5	4	4	4	3	1	—	—	—	1	4	4	3	5	5	—	1	8	15
	2	2	3	3	5	3	11	8	2	8	3	5	5	1	1	6	—	1	14
	5	5	6	3	5	3	5	4	—	2	6	4	3	5	4	3	1	3	11
	1	2	5	3	5	—	1	1	—	1	3	4	1	3	5	1	3	4	11
	4	4	5	6	5	2	4	4	2	4	5	5	1	3	3	3	—	2	9
	4	2	3	1	4	3	3	3	2	3	3	2	2	2	2	2	—	1	6
	4	2	3	3	2	3	2	2	2	2	4	2	2	2	1	3	3	—	5
	1	2	2	2	3	2	3	3	2	1	2	3	2	2	2	1	1	—	5
	2	—	2	2	2	2	1	3	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	5

ТАБЛИЦА 2

Абсолютное число видов с различной шириной экологической амплитуды в парциальных флорах типов экотопов и локальной флоре (ЛФ) окрестностей мыса Хонорасале в целом

[illegible]

Анализ таксономической структуры (табл. 1) локальной флоры в целом и парциальных флор в отдельности показывает, что во флоре в целом по числу видов преобладают следующие семейства: *Poaceae* (28 видов), *Brassicaceae* (17), *Caryophyllaceae* (16), *Cyperaceae* (15), *Asteraceae* (14), *Saxifragaceae* (11), *Ranunculaceae* (11), *Salicaceae* (9). По числу видов *Poaceae* преобладает также и в большинстве парциальных флор, за исключением ПФ торфяных бугров (тип 4), яров (тип 8), болот (типы 18 и 19), водных экотопов (тип 22) и приморской низменности (тип 23). Типичная черта флор подзоны арктических тундр — высокое положение семейств *Brassicaceae* и *Caryophyllaceae*. Сем. *Brassicaceae* хорошо представлено в экотопах с подзональной растительностью (типы 1, 3, 5, 6), но наибольшее число видов отмечено на ярах (тип 8) и на оползнях (тип 16). Семейства, попавшие в «пятерку» ведущих во флоре в целом, не всегда сохраняют свои позиции в конкретных парциальных флорах. Сем. *Caryophyllaceae* наиболее представлено в интразональных экотопах и не попадает в число 5 ведущих в ПФ экотопов с подзональной растительностью. *Cyperaceae* отсутствует в парциальных флорах различных склонов и песчаных местообитаний. *Asteraceae* только в парциальных флорах яров (тип 8), песчаных обрывов (тип 9) и сухих коротких склонов (тип 11) представлено 8—11 видами, в большинстве других экотопов оно представлено 2—3 видами и занимает 6—7-е место. Сем. *Salicaceae*, напротив, в локальной флоре занимает лишь 8-е место по числу видов, а в ПФ экотопов с зональной растительностью (типы 1, 3, 5, 14) оно оказывается в «пятерке» ведущих. То же самое можно сказать и про сем. *Saxifragaceae*.

Несмотря на довольно значительную представленность видами и существенную роль во флоре, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Asteraceae* не играют важной роли в сложении растительного покрова. Важнейшая роль в покрове принадлежит мохообразным, а среди сосудистых растений — представителям *Cyperaceae*, *Salicaceae*, *Rosaceae* и *Poaceae*. В экотопах, занятых зональными сообществами, злаки встречаются постоянно, но, за исключением *Alopecurus alpinus*, в небольшом обилии; они доминируют на ярах, песчаных обрывах, молодых и давно заросших оползнях. Во многих сообществах одним из содоминантов является *Luzula confusa*. Заметно участие 3 гемизвитопных видов камнеломок: *Saxifraga nelsoniana*, *S. hieracifolia*, *S. cernua*.

Видовое богатство парциальных флор экотопов колеблется от 12 до 74 видов.

В подзоне южных тундр ПФ 3 типов экотопов (яров, коротких склонов и мезофитных нивальных местообитаний) оказались наиболее богатыми и практически равновеликими (содержали по 69—70 видов) (Хитун, 1991). В районе мыса Хонорасале самой богатой по числу видов является ПФ склонов-яров (74 вида), а следующими по богатству являются ПФ коротких склонов (тип 11) и речных террас (тип 5), насчитывающие по 61 виду. ПФ экотопов с зональной растительностью (типы 1, 3, 5, 14) в подзоне арктических тундр оказались значительно (на 20—30 видов) богаче своих южных аналогов благодаря большому участию активных видов арктоальпийского разнотравья, часть из которых в южных тундрах присутствовала лишь на ярах. Самыми бедными по числу видов, как и в подзоне южных тундр, являются ПФ водных экотопов (тип 22) с комплексом узкоспециализированных видов, а также ПФ олиготрофных мочажин полигональных комплексов (тип 18), насчитывающие по 12 и 28 видов соответственно. Невелико видовое разнообразие (31—36 видов) и в таких местообитаниях, как торфяные бугры (тип 4), эродированные пески (тип 10) и приморские лаиды (тип 23).

Уже в поле обратило на себя внимание значительное сходство видов на различных элементах рельефа, в целом большая однородность растительного покрова, чем в южных тундрах. С одной стороны, это связано с отсутствием целого типа растительности — кустарникового. В подзоне южных тундр нами выделялись биотопы на склонах или террасах с высоким ольховником или ивняком (типы 12, 13, 17), отсутствующие в окрестностях мыса Хонорасале. Здесь на тех же элементах рельефа встречены либо богаторазнотравные мезофитные сообщества (тип 8), либо варианты разнотравно-дриадово-ивково-осоково-моховых тундр (типы 5, 14), либо заболочен-

ные луговины (тип 2). С другой стороны, изменились ландшафтные позиции некоторых видов и увеличилась доля видов с широкой экологической амплитудой (балл 3—5). В южных тундрах эти виды составляли около 15 % ЛФ (Хитун, 1991), в ЛФ окрестностей мыса Хонорасале их доля увеличилась до 23.5 % (41 вид). Хотя во флоре в целом численно преобладают стенопопные и гемистенопопные виды (с ШЭА 1—2 балла), в составе ПФ большинства экотопов существенно (> 50 %) участие гемизвритопных и звритопных видов (табл. 2). Участие стенопопных видов наибольшее (61 %) в ПФ яров (тип 8), такова же их доля (но не абсолютное число) в ПФ приморских экотопов (тип 23), преобладают они в составе ПФ болот (тип 19) (59 %) и коротких склонов (тип 11) (57 %), а также песчаных обрывов (тип 9) и раздувов (тип 10), где составляют около 55 % ПФ. Процентная доля участия стенопопных видов максимальна (83 %) в ПФ водных экотопов, но абсолютное число их там лишь 10. В ПФ всех остальных типов экотопов более 50 % состава представлено видами с широкой экологической амплитудой. Практически звритопных видов в районе лишь 3 (*Salix reptans*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga cernua*). 14 видов освоили по 11—14 типов экотопов и имеют балл ШЭА — 4 (*Equisetum arvense*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *P. arctica*, *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Salix nummularia*, *Salix polaris*, *Stellaria peduncularis*, *Ranunculus borealis*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. nelsoniana*, *Dryas octopetala*, *Myosotis asiatica*, *Lagotis minor*, *Valeriana capitata*). Группа видов, освоивших по 8—10 типов экотопов (балл ШЭА — 3) насчитывает 22 представителя, в том числе *Arctagrostis latifolia*, *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, *C. concolor*, *Eriophorum polystachion*, *Rumex arcticus*, *Cardamine bellidifolia*, *Draba hirta*, *Parrya nudicaulis*, *Astragalus subpolaris*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis oederi* и др.

В южных тундрах среди активных видов преобладали олиготрофные гипоарктические кустарнички, доминировавшие в покрове. В окрестностях мыса Хонорасале березка и багульник во флоре отсутствуют, морошка, брусника и голубика встречаются в ряде экотопов, но не играют заметной роли в покрове, *Empetrum subholarcticum* и *Arctous alpina* были найдены по 1 разу. Среди активных видов здесь преобладает арктоальпийское разнотравье.

Широтная географическая структура ЛФ в целом и ПФ экотопов представлена на диаграмме, совмещенной с дендрограммой (рис. 1). Арктическая фракция (включая арктоальпийские, арктические и метaarктические виды) составляет 65 % ЛФ. Арктоальпийские виды, хотя и не самые многочисленные во флоре в целом (23 %), преобладают в большинстве типов экотопов, играют существенную роль в растительном покрове, определяя смену аспектов, и составляют основу активного ядра флоры (*Salix polaris*, *S. nummularia*, *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *Myosotis asiatica*, *Arctagrostis latifolia*, *Festuca cryophila*, *Poa arctica*, *Cardamine bellidifolia*, *Parrya nudicaulis*, *Eritrichium villosum*, *Pedicularis oederi*, *Senecio resedifolius*). Арктические виды преобладают в ЛФ (31.6 %), вместе с метaarктическими видами они составляют важную часть активного ядра флоры (*Alopecurus alpinus*, *Carex concolor*, *Salix reptans*, *Saxifraga nelsoniana*, *Lagotis minor*, *Pedicularis interioroides*). Однако в составе ПФ они уступают арктоальпийским видам.

Только 1 бореальный (*Festuca ovina*) и 2 арктобореальных (*Eriophorum polystachion* и *Nardosmia frigida*) вида входят в группу активных, а в целом бореальная фракция не играет заметной роли в ЛФ (12 %) и в ПФ экотопов. Относительно увеличивается участие арктобореальных видов в ПФ болот (9) и в ПФ водных экотопов (4 вида). Последние сохраняют большое сходство по видовому составу и соответственно по географической структуре с аналогами из подзоны южных тундр, где в них также преобладают арктобореальные и арктические виды (Хитун, 1991). Больше всего бореальных видов присутствует в ПФ оползней (ТЭ 16).

Гипоарктическая фракция составляет 23 % ЛФ, из них 10 % — гипоарктические виды, 13 % — гипоарктоальпийские, причем подобное соотношение сохраняется и в ПФ практически всех типов экотопов. Несколько представителей гипоарктической фракции играют важную роль в покрове и входят в активное ядро: доминирующий

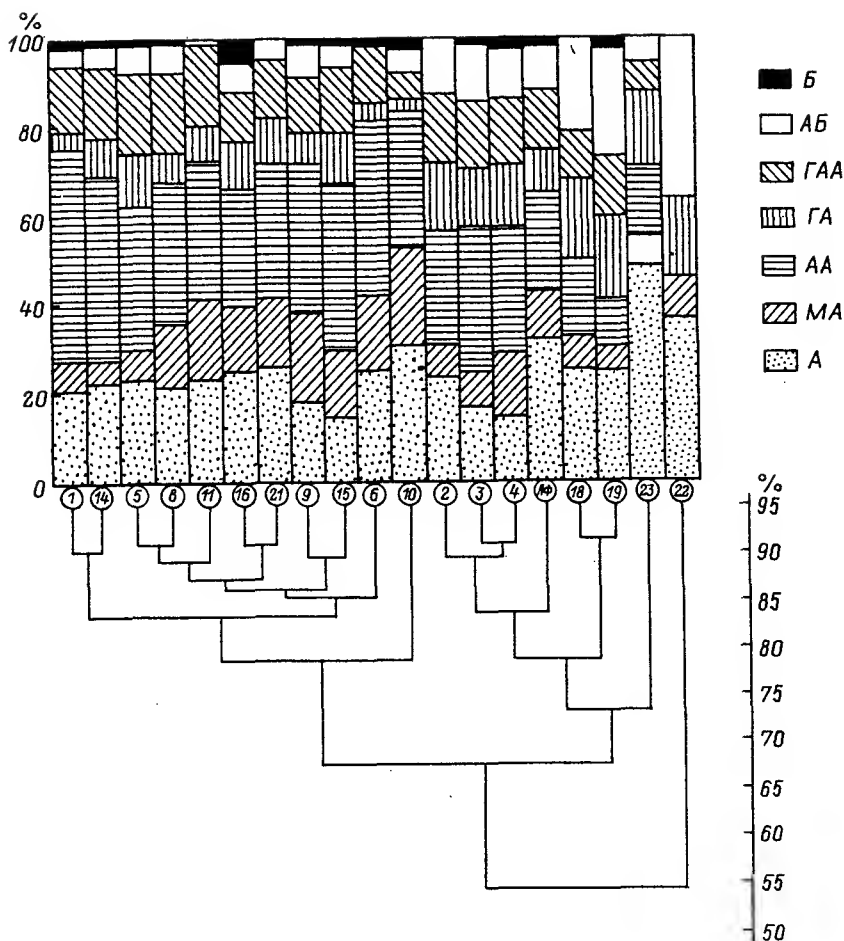


Рис. 1. Гистограмма соотношения широтных элементов в парциальных флорах типов экотопов и в локальной флоре «Хонорасале», совмещенная с дендрограммой сходства по географической структуре (коэффициент Сьеренсена—Чекановского для весовых множеств).

Арабскими цифрами обозначены номера типов экотопов. Географические элементы: А — арктические, МА — метаарктические, АА — арктоальпийские, ГАА — гипоарктоальпийские, ГА — гипоарктические, АБ — арктобореальные, Б — бореальные.

в зональных сообществах *Carex arctisibirica*, практически эвритопный *Polygonum viviparum*, широко распространенные *Equisetum arvense*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Draba hirta*, *Polemonium acutiflorum* и *Valeriana capitata*.

В целом надо отметить большое сходство географической структуры ПФ экотопов, что хорошо видно на дендрите, совмещенном с дендрограммой (рис. 1). Для построения дендрита использовалась мера сходства Сьеренсена—Чекановского, модифицированная для весовых множеств Б. М. Семкиным (Марина, 1987; Хитун, 1991). Уровень сходства по географической структуре для ряда экотопов превышает 90 %, а все ПФ (кроме ПФ водных экотопов) объединяются в единый блок на уровне 40 %.

Важной чертой флор Западно-Сибирской Арктики является высокая общность флористического состава ПФ разных экотопов (рис. 2, 3). Это вызвано слабой расчлененностью рельефа и большим сходством условий на различных местообитаниях, а также большой долей видов с широкой экологической амплитудой во флоре и соответственно в ПФ экотопов. Поэтому флористическое своеобразие на уровне

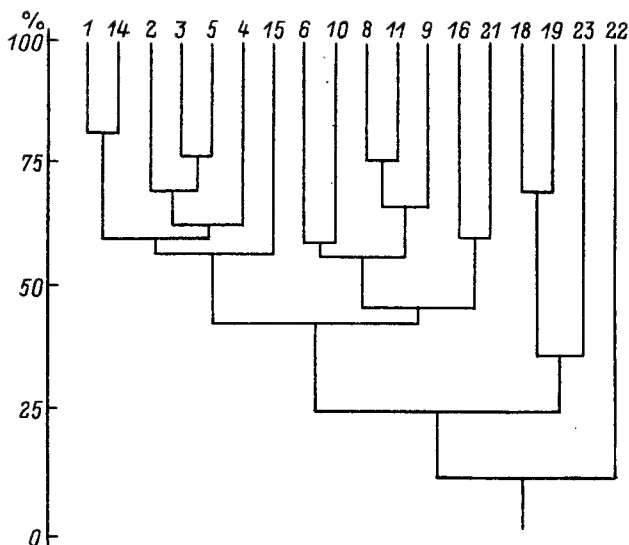


Рис. 2. Дендрограмма сходства парциальных флор типов экотопов в локальной флоре «Хонорасале» по видовому составу (мера сходства Сьеренсена—Чекановского).

Арабские цифры — номера типов экотопов (объяснение в тексте). По оси ординат — мера сходства, %.

типов экотопов проявляется здесь крайне слабо; фактически мы должны говорить о своеобразии классов экотопов — групп, в которые на основании флористического сходства и схожести условий мы можем объединить типы экотопов. Эти группы хорошо заметны на дендрите, представляющем меру Сьеренсена—Чекановского для ПФ типов экотопов (рис. 2), и на ориентированном графе включений, представляющем меру включения Симпсона, особенно важную при сравнении разновеликих флор

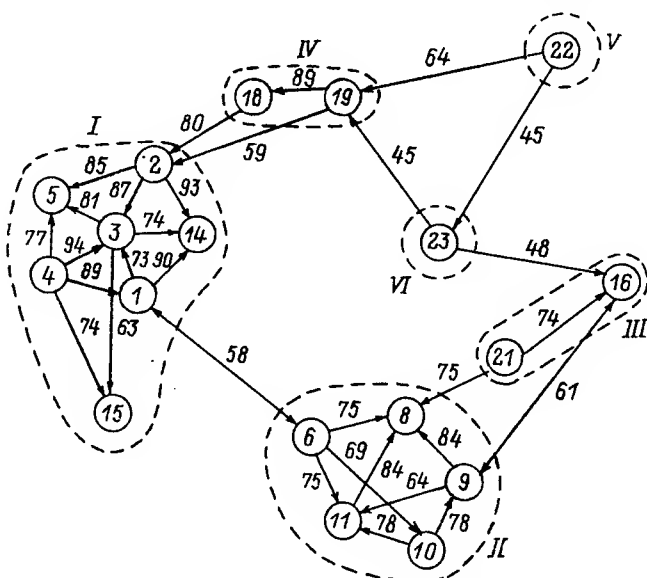


Рис. 3. Ориентированный граф включений парциальных флор типов экотопов по видовому составу (мера сходства Симпсона).

Цифры в кружках — номера типов экотопов, цифры над линиями — мера включения, %. I—VI — классы экотопов (обведены пунктирной линией).

(рис. 3). Флора в целом разбивается на два крупных блока очень схожих между собой ПФ типов экотопов. Один из них — ПФ класса экотопов с плоской дренированной поверхностью, занятых тундровой растительностью подзонального типа (класс I), в которой с очень высокой мерой сходства объединились водораздельные экотопы (ТЭ 1, 2, 14, 3), участки речной террасы (ТЭ 5, 4). К этому же классу (в отличие от южных тундр) присоединились и нивальные местообитания. Другой крупный блок, явно выделяющийся на дендрите и графе, объединяет ПФ экотопов, занимающих хорошо дренированные склоновые поверхности (ТЭ 8, 9, 11) и плоские эродированные участки (ТЭ 6, 10) (класс II). К этому классу очень близка группа из 2 ПФ (ТЭ 16 и 21), связанных с оползнями, рассматриваемая нами как самостоятельный класс (III). Также в самостоятельный класс (несмотря на очень высокую меру включения) мы выделяем заболоченные местообитания (ТЭ 18, 19) — класс IV. В самостоятельные классы выделились водные экотопы (класс V) и приморские местообитания (класс VI).

Таким образом, ПФ 18 типов экотопов, выделенные в ЛФ «Хонорасале», с очень высокими мерами сходства и включения (более 70 %) объединились в 6 ПФ классов экотопов. Это свидетельствует о гораздо большей ландшафтной однородности флоры в подзоне арктических тундр по сравнению с южными тундрами, где аналогичные ПФ сгруппировались в 10 классов, причем объединение в пределах каждого класса было примерно на таком же уровне, как в Хонорасале, а связи между классами — ниже (Хитун, 1991). В подзоне арктических тундр экологические различия рассматриваемых нами ландшафтных выделов (ранга микроэкотопов) нивелируются общеклиматическими факторами, связанными с зональным положением этого района. В то же время виды, адаптированные к столь суровым условиям, заселяют все (или очень многие) из присутствующих в районе типов местообитаний. Это и обусловило столь высокое единство ПФ различных экотопов. Вероятно, для таких равнинных территорий, как Ямал и Гыдан, более целесообразно говорить о ПФ более крупных подразделений ландшафта, чем микроэкотопы, тогда будет возможно выделить действительно резко различающиеся флористические ядра. Для нашей флоры выделение флористических ядер на уровне ПФ микроэкотопов оказывается излишним, поскольку выявить флористическое своеобразие типов экотопов в пределах класса оказывается практически невозможно.

Важной особенностью парциальных флор в подзоне арктических тундр является сохранение или даже увеличение уровня их видового богатства по сравнению со своими аналогами из подзоны южных тундр. Это вызвано значительным распространением видов с широкой экологической амплитудой, преимущественно арктических и арктоальпийских, заселивших новые для себя экотопы вместо выпавших бореальных и гипоарктических видов. Увеличение видового богатства особенно значительно в классе экотопов с плоской дренированной поверхностью, занятых тундровой растительностью подзонального типа.

В заключение хочется подчеркнуть, что локальная флора окрестностей мыса Хонорасале является самой богатой из обследованных в Западно-Сибирском секторе Арктики флор подзоны арктических тундр. В ней было найдено большое число редких видов, здесь были сделаны самые северные находки ряда гипоарктических видов. Территория ЛФ, однако, оказалась за пределами недавно образованного Гыданского заповедника, южная граница которого на п-ове Явай проходит в 20 км севернее. Нам кажется, что небольшое расширение границ заповедника к югу было бы вполне оправданно, тем более что в обосновании выделения этого заповедника отмечается скудость ботанической информации об этом районе.

Авторы выражают глубокую благодарность М. П. Андрееву, И. В. Чернядьевой и А. Д. Потемкину (БИН) за помощь в определении лишайников, листостебельных и печеночных мхов, а также рецензентам за ценные советы и полезные замечания. О. В. Хитун благодарит А. А. Зверева за помощь в освоении компьютерных программ, использованных при обработке материала. Авторы признательны Фонду

Д. Сороса за финансовую поддержку, полученную в 1993 г. для проведения работ данного направления. Статья написана при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 96-04-49779 и 98-04-49614).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 189 с.
- Андреев М. П. Лишайники полуострова Ямал // Новости сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 127—136.
- Арктическая флора СССР. Т. 1—10. М.; Л., 1960—1987.
- Афоница О. М., Чернядьева И. В. Мхи Российской Арктики: список видов и библиография // Арктоа. 1995. № 5. С. 99—142.
- Зверев А. А. Опыт разработки интегрированной ботанической информационной системы // II совещ. «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях»: Тез. докл. СПб., 1995. С. 19—20.
- Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экологополюсическая структура // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II раб. совещ. по сравнительной флористике (г. Неринга, 1983 г.). Л., 1987. С. 101—117.
- Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 26—36.
- Ребристая О. В. Флора приморских экотопов Западно-Сибирской Арктики // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 30—40.
- Ребристая О. В., Хитун О. В., Чернядьева И. В., Лейбман М. О. Динамика растительности на криогенных оползнях в центральной части полуострова Ямал // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 31—48.
- Справочник по климату советской Арктики. Л., 1973. Ч. 2. 129 с.
- Хитун О. В. Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1466—1476.
- Хитун О. В. Анализ экологополюсической структуры двух локальных флор на Тазовском полуострове (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1561—1570.
- Хитун О. В. Анализ парциальных флор экотопов в двух локальных флорах на Тазовском полуострове // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 218—251.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Юрцев Б. А. Общие и региональные вопросы флорогенетики // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1468—1478.
- Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.
- Maarel E. van der. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity // Vegetatio. 1979. N 39. P. 97—114.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1997

SUMMARY

Flora of the Cape Khonorasale surroundings (arctic tundra subzone, Gydansky peninsula) numbering 174 species was studied in detail. Partial floras of 18 habitat types distinguished in the area were analyzed. Level of floristic similarity between habitats is very high (up to 80 %). The frequencies and abundance of species forming «floristic nucleus» of each habitat, along with their ecological amplitude are reported. Flora is very homogeneous due to high proportion of species with wide ecological amplitude (23 %). Arctic and arctic-alpine species are dominant in the majority of habitats, a few of hypoarctic species are important in vegetative cover. Boreal fraction on the whole does not play an important role in the flora. There is a general impoverishment of local floras northwards, however partial floras of many habitats contain more species than corresponding floras in southern tundra subzone.

УДК 581.9 (571.651) : 551.234

© А. Е. Катенин

АНАЛИЗ ФЛОРЫ КУКУНЬСКИХ ГОРЯЧИХ КЛЮЧЕЙ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

A. E. KATENIN. ANALYSIS OF THE KUKUN HOT SPRINGS FLORA (CHUKCHI PENINSULA)

Рассмотрены процессы обмена видами между флорой термального урочища (ТУ) и флорой окружающих территорий, влияние деятельности человека на флору ТУ и процесс стабилизации флоры после прекращения этой деятельности. Из 93 видов флоры ТУ 62 заходят на ТУ из окружающих тундр, 2 выходят из него в тундровые сообщества в окрестностях ключей. Установлено, что за 20 лет — с 1974 г. (Хохряков, 1979) по 1995 г. — число заносных видов сократилось с 31 до 29, а число местных и многолетних видов увеличилось. Выпал 21 вид, вновь появилось 19, 10 видов сохранилось. Выявлено 10 специфических термофильных видов, из них 4 — новые для Кукуньских ключей, а 2 вида, произраставшие на ключах ранее, нами не найдены.

Эта статья продолжает наши публикации о флоре и растительности района Кукуньских горячих ключей (Катенин, Резванова, 1998). Флора района Кукуньских ключей (272 вида) подразделяется нами на 3 части, которые анализируются и сравниваются друг с другом: 1) виды, встречающиеся только вне термального урочища (ТУ), — 179 видов; 2) виды, встречающиеся только на ТУ, — 29 видов; 3) виды, встречающиеся одновременно на ТУ и вне его, — 64 вида. Две из них являются основными, самобытными частями флоры холодной горно-тундровой территории вне ТУ (1-я) и флоры самого ТУ (2-я). Самобытные части получаются в результате вычленения из этих двух флор общих интегрирующих видов, встречающихся как на ТУ, так и в окружающих тундрах (3-я часть).

Такое разделение локальной флоры помогает понять ход взаимообмена между двумя ее довольно самостоятельными частями — флорой окрестностей ключей и флорой ТУ.

Учитывая сильное многолетнее влияние хозяйственной деятельности человека на флору ТУ Кукуньских ключей, было интересно выявить состояние аборигенных видов ТУ, проникновение на него видов из окружающих тундр и адаптацию занесенных человеком видов. Был определен современный статус видов обеих частей флоры ТУ — основного ядра (виды «только на ТУ») и видов, общих для ТУ и тундрового окружения (виды «на и вне ТУ»). Нами использовались термины, предложенные Е. В. Дорогостайской (1972) для местных видов, подвергшихся влиянию человека, и заносных видов, адаптирующихся к местным условиям.

Изучение сорной и рудеральной флоры Лоринских (Кукуньских) горячих ключей в 1974 г. А. П. Хохряковым (1979, 1985) позволило нам в 1995 г., когда сельскохозяйственная деятельность на ключах прекратилась, зафиксировать состояние стабилизации флоры ТУ. При этом мы рассматриваем главным образом заносные виды в составе флоры ТУ. Анализируя местные виды флоры ТУ, мы затрагиваем вопросы о видах, специфических для флоры Кукуньских ключей и других термальных источников Чукотского п-ова (Полозова, Юрцев, 1981).

Прежде чем проводить анализ различных частей локальной флоры (ЛФ) района Кукуньских ключей, сравним ее с расположенной рядом и хорошо изученной ЛФ

ТАБЛИЦА 1

Таксономическая структура двух локальных флор

Ведущие семейства	Район Кукуньских ключей		Окрестности с. Лаврентия	
	Число видов	Место в списке	Число видов	Место в списке
<i>Poaceae</i>	34	1	38	1
<i>Cyperaceae</i>	29	2	36	2
<i>Asteraceae</i>	21	3	31	3
<i>Rosaceae</i>	18	4	21	6—7
<i>Caryophyllaceae</i>	16	5	25	5
<i>Juncaceae</i>	14	6	11	10
<i>Brassicaceae</i>	13	7	28	4
<i>Ranunculaceae</i>	12	8—9	20	8
<i>Saxifragaceae</i>	12	8—9	21	6—7
<i>Salicaceae</i>	10	10	13	9
<i>Polygonaceae</i>	10	10	7	12
<i>Scrophulariaceae</i>	10	10	10	11
<i>Fabaceae</i>	7	11	11	10
Число видов	272		335	
семейств	40		39	
родов	128		117	

окрестностей с. Лаврентия¹ (табл. 1). Несмотря на меньшее число видов в ЛФ района ключей (272) по сравнению с ЛФ с. Лаврентия (335), первая несколько богаче семействами и значительно богаче родами. Это связано с присутствием термофильных видов во флоре района ключей, а также видов, занесенных на территорию ключей в результате хозяйственной деятельности.

Три первых семейства в списках 10 ведущих семейств в обеих ЛФ одинаковы. В ЛФ района ключей более высокое место занимают семейства *Rosaceae* и *Juncaceae*, а более низкое — семейства *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Salicaceae*. Особенно выделяется сем. *Juncaceae*, представителей которого в ЛФ горячих ключей даже численно больше (14 видов), чем во флоре окрестностей с. Лаврентия (11 видов). Это можно объяснить влиянием горячих ключей. Снижение рейтинга у семейств *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Salicaceae* во флоре района горячих ключей можно объяснить меньшим разнообразием типов местообитания здесь, чем в окрестностях с. Лаврентия. С другой стороны, семейства *Polygonaceae*, *Scrophulariaceae* только во флоре горячих ключей вошли в список 10 ведущих. Присутствие большого количества видов сем. *Polygonaceae* во флоре района горячих ключей является следствием хозяйственной деятельности человека.

Сравнение соотношений широтных географических элементов² во флоре района Кукуньских горячих ключей и в ЛФ окрестностей с. Лаврентия (табл. 2) показывает, что во флоре горячих ключей криофитная фракция представлена слабее, чем во флоре окрестностей с. Лаврентия, из-за уменьшения числа собственно арктических видов при равной доле арктоальпийских видов. Гемикриофитная фракция во флоре района ключей представлена относительно богаче, чем во флоре окрестностей с. Лаврентия. Абсолютное число бореальных видов и их участие во флоре района Кукуньских

¹ ЛФ окрестностей с. Лаврентия изучена А. А. Коробковым и Б. А. Юрцевым. Автор принимал участие в выявлении и анализе ЛФ окрестностей с. Лаврентия.

² Широтные и долготные географические элементы в тексте и таблицах даны по: Юрцев и др., 1979, а их объединения во фракции — по: Юрцев и др., 1994.

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов двух локальных флор
по географическим элементам

Географические фракции	Район Кукуньских ключей (259* видов)		Окрестности с. Лаврентия (334 вида)	
	Число видов	%	Число видов	%
Широтные фракции				
Криофитная	149	58	220	66
а) арктические виды	29	11	63	19
б) арктоальпийские** виды	120	47	157	47
Гемикриофитная	65	25	76	23
Некриофитная	45	17	38	11
а) арктобореальные виды	32	12	36	10
б) бореальные виды	13	5	2	0.6
Долготные фракции				
Панарктическая	96	37	109	33
Амфиберингийская	78	30	115	34
Азиатская	21	8	27	8
Преимущественно азиатская	35	14	41	12
Преимущественно американ- ская	29	11	42	13

Примечание * — при этом анализе часть видов, главным образом заносных, из флор изъята, так как мы не могли установить их принадлежность к географическим фракциям; ** — здесь и далее в эту группу включены метаарктические виды.

ключей превосходит таковые во флоре окрестностей с. Лаврентия даже после исключения из флоры ключей заносных бореальных видов.

Сравнение соотношения долготных географических элементов в рассматриваемых флорах показало (табл. 2), что во флоре района горячих ключей несколько больше доля панарктического и преимущественно азиатского и несколько меньше доля азиатско-американского элемента, а относительное участие азиатского элемента равно таковому во флоре окрестностей с. Лаврентия. Эти различия сравниваемых флор частично могут быть объяснены более восточным положением территории окрестностей с. Лаврентия и большим разнообразием ландшафта этой территории.

В пределах ЛФ района Кукуньских ключей мы выделяем парциальную флору нагреваемых участков (термального урочища) — 93 вида и объединение парциальных флор местообитаний вне ТУ — 243 вида. Эти парциальные флоры имеют 64 общих вида. В данной статье мы будем рассматривать фракцию видов, характерных только для ТУ (29 видов) без общих видов, фракцию видов, не встречающихся на ТУ (179 видов) без общих видов, и интегрирующую фракцию из 64 общих видов. Условно они будут называться соответственно: группа видов «только на ТУ», группа видов «только вне ТУ» и группа видов «на и вне ТУ».

Виды группы «только вне ТУ» составляют 66 % всей ЛФ, а 32 семейства, к которым они относятся, — 80 % всех семейств ЛФ района горячих ключей. Список наиболее богатых видами семейств этой группы видов отличается от аналогичного списка всей ЛФ (табл. 3) как входящими в них семействами, так и порядком их расположения. Сохранили ведущее положение семейства *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*. Семейства *Poaceae*, *Caryophyllaceae*, *Juncaceae* в этой группе видов снизили свой рейтинг в списке ведущих семейств, а семейства *Saxifragaceae*, *Scrophulariaceae* заняли в нем более высокое положение. Представители семейств

ТАБЛИЦА 3

Таксономическая структура трех частей ЛФ
района Кукуньских ключей

Ведущие семейства	Группа видов					
	«только вне ТУ»		«на и вне ТУ»		«только на ТУ»	
	Число видов	Место в списке	Число видов	Место в списке	Число видов	Место в списке
<i>Cyperaceae</i>	23	1	5	2	1	7—14
<i>Asteraceae</i>	16	2	3	5—9	2	5—6
<i>Rosaceae</i>	14	3	4	3—4	—	
<i>Poaceae</i>	10	4—6	18	1	6	1
<i>Saxifragaceae</i>	10	4—6	2	10—12	—	
<i>Scrophulariaceae</i>	10	4—6	—		—	
<i>Caryophyllaceae</i>	9	7—9	2	10—12	5	2
<i>Juncaceae</i>	9	7—9	4	3—4	1	7—14
<i>Ranunculaceae</i>	9	7—9	3	5—9	—	
<i>Brassicaceae</i>	8	10	1	13—17	3	3—4
<i>Salicaceae</i>	7	11—13	3	5—9	—	
<i>Ericaceae</i>	7	11—13	3	5—9	—	
<i>Primulaceae</i>	7	11—13	—		—	
<i>Polygonaceae</i>	6	14—15	1	13—17	3	3—4
<i>Fabaceae</i>	6	14—15	—		1	7—14
<i>Liliaceae</i>	4	16	1	13—17	—	
<i>Lycopodiaceae</i>	4	16	—		—	
<i>Equisetaceae</i>	1	17—19	2	10—12	—	
<i>Polypodiaceae</i>	1	17—19	—		1	7—14
<i>Onagraceae</i>	1	17—19	3	5—9	2	5—6
<i>Apiaceae</i>	—		1	13—17	1	7—14
<i>Cornaceae</i>	—		1	13—17	—	
<i>Rubiaceae</i>	—		—		1	7—14
<i>Plantaginaceae</i>	—		—		1	7—14
<i>Solanaceae</i>	—		—		1	7—14
Число видов	179		64		29	
семейств	32		22		14	
родов	85		42		23	

Salicaceae, *Polygonaceae*, *Ericaceae* не вошли в число 10 ведущих семейств, так как они встречаются часто и на ТУ, и вне его. Только к этой группе видов относятся все представители (27 видов) 12 семейств. Среди них наиболее богаты видами семейства *Scrophulariaceae* (10 видов), *Lycopodiaceae* (4 вида), *Lentibulariaceae* (3 вида), *Pyrolaceae* (2 вида).

Виды группы «на и вне ТУ» (64 вида) составляют 23.5 % всей флоры и принадлежат 22 семействам и 42 родам. Первые 3 места в списке ведущих семейств (табл. 3) этой группы занимают те же семейства, что и в аналогичном списке всей ЛФ. В число 10 ведущих семейств этой группы попало и заняло довольно высокое место сем. *Onagraceae*. Это объясняется тем, что представители этого семейства произрастают как в долинах горных ручьев вне ТУ, так и на ТУ — в поймах, около снежников и по берегам водотоков с медленно текущей водой. Только в этой группе встречены все представители семейств *Cornaceae*, *Violaceae*, *Empetraceae*, *Polemoniaceae* — *Chama-*

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов трех частей ЛФ района Кукуньских ключей
по географическим фракциям

Географические фракции	Группа видов					
	«только вне ТУ» (179 видов)		«на и вне ТУ» (62 вида)		«только на ТУ» (18 видов)	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Широтные фракции						
Криофитная	113	63	35	56	1	5.5
а) арктические виды	21	12	6	10	1	5.5
б) арктоальпийские виды	92	51	29	46	—	—
Гемикриофитная	43	24	16	26	7	39
Некриофитная	23	13	11	18	10	55.5
а) арктобореальные виды	1	0.6	3	5	2	11
б) бореальные виды	22	12	8	13	8	44.5
Долготные фракции						
Панарктическая	57	32	29	48	10	55.5
Амфиберингийская	60	33	17	26	3	17
Азиатская	18	10	2	3	2	11
Преимущественно азиатская	21	12	10	16	1	5.5
Преимущественно американ- ская	23	13	4	7	2	11

epericlymenum suecicum,³ *Viola epipsiloides*, *Empetrum subholarcticum*, *Polemonium acutiflorum*. Таксономический состав этой группы отчасти определяется присутствием в пей видов, заходящих на нарушенные человеком участки ТУ.

Список ведущих семейств группы видов «только на ТУ» (29 видов, 11 % видов всей флоры, 23 рода, 14 семейств) отражает ее реликтовый и адвентивный характер. Наибольшее количество видов относится к семействам *Poaceae*, *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Polygonaceae*. Только здесь встречаются все представители семейств *Rubiaceae*, *Plantaginaceae*, *Solanaceae* — *Galium brandegei*, *Plantago major*, *Solanum tuberosum*.

Различные группы видов, выделенные нами в пределах ЛФ района Кукуньских горячих ключей («только вне ТУ» — 179⁴ видов, «на и вне ТУ» — 62 вида, «только на ТУ» — 18 видов), имеют неодинаковые соотношения географических элементов и отличаются этими показателями от флоры района ключей в целом (табл. 4).

Во всей ЛФ (табл. 2) и в большинстве групп видов, кроме группы «только на ТУ», криофитная фракция представлена наибольшим числом видов, а некриофитная — наименьшим. В группе «только на ТУ» наибольшим количеством видов представлена некриофитная фракция, а наименьшим — криофитная. Во всей ЛФ и в группе «на и вне ТУ» количество видов криофитной фракции примерно одинаково и их доли имеют средние значения (58 и 56 %). Доля бореальных видов в группе «на и вне ТУ» примерно равна таковой во всей ЛФ района горячих ключей.

В целом такие соотношения географических элементов можно объяснить влиянием специфических экологических условий соответствующих частей ландшафта на набор видов. На территории вне ТУ преобладают низкорослые и равнинные гипоар-

³ Полный список видов флоры района Кукуньских ключей с авторами видов приведен в статье А. Е. Катенина и Г. С. Резвановой (1998).

⁴ При этом анализе часть видов изъята, так как невозможно установить их принадлежность к географическим фракциям.

ктические тундры с господством арктоальпийских, гипоарктических и арктических кустарничков. На территории ТУ господствуют местные бореальные пойменные, прибрежные и евтрофно-болотные травянистые растения. В группе «на и вне ТУ» преобладают виды, которые находят подходящие местообитания по берегам теплых ручьев, на месте мощных скоплений снега, на зеленомошным коврам, пронитанных талой и остывшей водой.

В группе «на и вне ТУ» участие видов долготных фракций совпадает с таковым во всей ЛФ района горячих ключей (табл. 2). Наиболее несхожи в отношении участия различных долготных фракций вся ЛФ и группа видов «только на ТУ». Азиатские виды в ЛФ и в большинстве групп играют наименьшую роль.

Т. Г. Полозова и Б. А. Юрцев (1981) отмечают, что во флоре горячих источников Чукотки увеличивается число одно- и двулетних видов, обычно низкое в равнинных и горных тундрах этого региона. Действительно, в ЛФ района Кукуньских ключей эта категория растений представлена 16 видами, что составляет 6 % флоры, а в ЛФ окрестностей с. Лаврентия таких видов только 11 и они составляют 3 % этой флоры.

Из всех 3 частей ЛФ района горячих ключей наименее богата одно- и двулетними видами (3 вида, 2 %) группа «только вне ТУ» (*Pedicularis labradorica*, *P. pennellii*, *Gentiana propinqua*), что меньше, чем во всей флоре района ключей. В группе «на и вне ТУ» таких видов лишь относительно больше (3 вида, 5 %), это местные виды — *Koenigia islandica*, *Montia lamprosperma*, *Sagina intermedia*. Значительно больше таких видов в группе «только на ТУ» — 10 (33 %). Причем в этой группе среди одно- и двулетних видов преобладают заносные растения (6 видов) и только 4 местных вида (*Juncus ambiguus* var. *ossoraicus*, *Polygonum humifusum*, *Erysimum cheiranthoides*, *Tripleurospermum hookeri*), 3 из которых являются рудералами.

Довольно цельными и устойчивыми единствами являются группы видов «только вне ТУ» и «только на ТУ». Группа «на и вне ТУ» — динамичное образование, она — переменная составляющая флор «вне ТУ» и «на ТУ» и поставщик в них новых видов. Во флоре района Кукуньских ключей в группе «на и вне ТУ» (64) преобладают виды, недавно зашедшие на ТУ или постоянно присутствующие в его растительных сообществах. Лишь 2 вида вышли за пределы ТУ в пойменные и прибрежные сообщества р. Кукунь ниже его по течению: *Puccinellia hauptiana* и *Chamaepericlymenum suecicum*.

В группе «только на ТУ» есть виды, пришедшие сюда когда-то или занесенные человеком недавно, есть специализированные термофильные реликтовые виды, характерные для многих горячих ключей Чукотского п-ова. Чтобы выяснить все эти особенности ее состава, необходимо проанализировать группы видов «на и вне ТУ» и «только на ТУ». Проведению такого анализа помогают работа крупного специалиста по сорным растениям Крайнего Севера Е. В. Дорогостайской (1972), исследование флоры Гильмимлинейских горячих ключей, проведенное Б. А. Юрцевым и Т. Г. Полозовой (1981), а также данные по флоре ТУ Кукуньских ключей, собранные А. П. Хохряковым в 1974 г. и Б. А. Юрцевым в 1971 и 1972 гг.

Дорогостайская рассматривает взаимодействие человека, осваивающего девственные просторы Крайнего Севера, и местной флоры в динамике. Она подразделяет этот процесс на два, идущих почти синхронно: влияние антропогенного изменения среды на местную флору и занос человеком и внедрение в измененную среду новых видов растений. Поэтому, говоря о сорных растениях различных населенных пунктов, она считает необходимым расширить объект изучения и рассматривать реакцию местных видов растений на новые формы воздействия человека на них и среду.

Дорогостайская (1972: 10) подразделяет всю флору освоенного района на 2 категории: местные (аборигенные) и заносные (адвентивные) виды. Местные виды делятся на остаточные (исчезающие на этой территории под влиянием деятельности человека), индифферентные (не проявляющие угнетенности под влиянием деятельности человека) и апофиты (процветающие в условиях деятельности человека). Заносные виды делятся на сорничающие культурные, сорные и рудеральные. Все они в разной степени могут быть случайными (виды, занесенные очень далеко от своего

исходного ареала, встреченные в небольшом количестве и в начальных фазах развития, шансов на натурализацию у них нет), временными (виды, чаще одно- и двулетние, встречающиеся часто, иногда даже в течение нескольких лет, или благодаря перманентному заносу семян, или из-за вызревания их в исключительно благоприятные годы и замедленной на несколько лет их всхожести) и натурализовавшимися (виды, нормально и обильно произрастающие и возобновляющиеся).

Учитывая активную хозяйственную деятельность человека на Кукуньских ключах в недавнем прошлом, эти категории видов следует выделять во флоре термального урочища. Особенностью ситуации на Кукуньских ключах в отличие от объектов современной хозяйственной деятельности в обычных зональных тундрах является то, что здесь мы имеем дело с флорой и растительностью, сложенными реликтовыми местными видами.

Оценим виды двух групп («на и вне ТУ» и «только на ТУ»), используя терминологию Дорогостайской. При определении принадлежности видов обеих групп к этим категориям были использованы данные 121 геоботанического описания, сделанного нами на территории ТУ в 1995 г. В группе «на и вне ТУ» все 64 вида относятся к местным, в группе «только на ТУ» 18 видов являются местными и 11 — заносными.

В группе «на и вне ТУ» остаточными можно назвать 38 видов, индифферентными — 13 и апофитами — 13 видов. Остаточные виды приурочены к немногочисленным еще не затронутым хозяйственной деятельностью холодным и теплым местообитаниям и не поселяются на трансформированных человеком территориях. Индифферентные виды встречаются на оставшихся незатронутыми немногочисленных холодных и теплых местообитаниях и не очень активно выходят как на холодные, так и на теплые нарушенные местообитания, подходящие для них по экологическим условиям. Апофиты встречаются умеренно обильно на слабо нарушенных исконных для них местообитаниях и массово — на трансформированных местообитаниях.

Из 18 местных видов в группе «только на ТУ» 5 видов отнесены к категории остаточных, 5 — к индифферентным и 8 — к апофитам.

Остаточные виды этой группы являются отчасти специализированными термофитами (в большинстве бореальными), встречающимися в теплых местообитаниях (*Athyrium cyclosorum*, *Rorippa palustris*), или гипоарктическими видами (*Galium brandegei*). Некоторые из остаточных видов, найденные ботаниками, работавшими на Кукуньских ключах раньше нас, нами уже не были обнаружены (*Carex cryptocarpa*, *Stellaria umbellata*, *Trientalis europaea*).

Индифферентные виды в группе «только на ТУ» встречаются в немногочисленных ненарушенных холодных местообитаниях (*Stellaria calycantha*, *Arabis kamschatrica*) или в ряде нарушенных холодных местообитаний (*Stellaria crassifolia*), а также в холодных и теплых нарушенных местообитаниях (*Epilobium palustre*).

Из апофитов в составе этой группы преимущественно в теплых местах встречаются *Agrostis scabra*, *Juncus ambiguus*, *Puccinellia hauptiana*, преимущественно в холодных — *Erysimum cheiranthoides*, *Epilobium hornemannii*, *Tripleurospermum hookeri*. Все апофиты этой группы приурочены к нарушенным местообитаниям.

Относительно некоторых местных видов имеются различные мнения о правильности отнесения их к этой категории. Так, например, по мнению Дорогостайской (1972), *Poa pratensis*, *Plantago major*, *Agrostis stolonifera*, *Erysimum cheiranthoides* могут быть заносными видами в одних пунктах Крайнего Севера и местными — в других. По нашему мнению, в одном пункте (в том числе и на Кукуньских ключах) могут существовать популяции этих видов смешанного (заносного и местного) происхождения. Кроме того, Дорогостайская предлагает выделить давно натурализовавшиеся на Севере заносные виды и назвать их «археофитами». Такой подход применим к некоторым из вышеупомянутых местных видов.

Два вида из категории местных в группе «только на ТУ» (*Polygonum humifusum*, *Tripleurospermum hookeri*), согласно Дорогостайской, являются «замещающими апо-

фитами», выполняющими роль бореальных антропохоров (*Polygonum aviculare*, *Tripleurospermum inodorum*).

Вызывает сомнение отнесение 7 видов флоры ТУ к категории местных на основании формальных признаков, таких как произрастание в пределах Чукотской флористической провинции и даже в шестом флористическом округе, где расположены Кукуньские ключи. Сомнение основывается на том, что все эти виды до нас не были найдены в районе Кукуньских горячих ключей и на самих ключах, а 2 вида (*Agrostis stolonifera*, *Polygonum humifusum*) — в шестом округе. Сейчас некоторые виды (*Rorippa palustris*, *Plantago major*) встречаются на Кукуньских ключах очень редко и только в искусственных и сильно нарушенных местообитаниях. Другие (*Poa pratensis*, *Erysimum cheiranthoides*, *Tripleurospermum hookeri*), наоборот, сейчас так широко распространены и так хорошо заметны, что трудно допустить, что они присутствовали на ключах в 1974 г. и их не заметили.

На основании этих доводов мы полагаем, что эти 7 видов были занесены на ТУ Кукуньских ключей после 1974 г. из тундровых местообитаний или из поселков Чукотского автономного округа. Напомним, что Б. А. Тихомиров (1957), пионер изучения флоры и растительности чукотских терм, допускал вероятность современных миграций видов из более южных районов на территорию горячих ключей.

Среди 11 заносных видов в группе «только на ТУ» мы выделяем 2 случайных, 6 временных и 3 натурализовавшихся вида. Случайные виды (*Anethum graveolens*, *Solanum tuberosum*) — культурные растения, встреченные в одном месте на самом теплом огороде и, возможно, поддерживаемые на территории ключей живущими на них сторожами. Временные виды — однолетники (*Polygonum convolvulus*, *Stellaria graminea*, *Lepidotheca suaveolens*) и многолетники (*Alopecurus arundinacea*, *Festuca pratensis*, *Trifolium repens*) — встречаются главным образом в теплицах и на огородах, где созданы и еще сохраняются специфические условия: удобренный субстрат и повышенная температура почвы и воздуха. К категории натурализовавшихся относятся многолетники *Elytrigia repens*, *Rumex longifolius*, а также однолетник *Stellaria media*. Они встречаются преимущественно на огородах с искусственным и слабо нагретым субстратом и реже — в более теплых местах (теплицах).

Для обсуждения вопроса об изменении состава флоры ТУ необходимо рассмотреть доступные нам довольно неполные сведения о флоре ТУ Кукуньских (Лоринских) ключей в различные годы. Сборы В. А. Гаврилюка 1962 г. хранятся в инсерированном виде в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова, поэтому составление списка собранных им видов практически невозможно. Сборы Б. А. Юрцева и членов его отряда (1971, 1972 гг.) не затронули заносную флору Кукуньских ключей, а А. П. Хохряков в 1974 г., наоборот, подробно изучил заносную и довольно фрагментарно — местную флору ТУ.

Большое расхождение наших данных с данными Хохрякова о местной флоре объясняется тем, что он выборочно обследовал участки ТУ, наиболее богатые заносными видами: теплицы, огороды, окружение птицефермы и газоны в поселке. Мы выявляли флору всей территории ТУ в пределах его естественных границ (Катенин, Резванова, 1998: рис. 2). При этом в обследованную территорию естественно вошли участки горных и долинных тундр. Произведенные на территории ТУ геоботанические описания позволили нам установить приуроченность видов ко всем типам как естественных, так и нарушенных местообитаний, представленных на ТУ.

Рассмотрим изменение во времени заносных элементов флоры ТУ, сравнив наши данные с материалами Хохрякова, а изменения местных элементов флоры — с материалами Гаврилюка, Юрцева и отчасти Хохрякова.

Хохряков изучал флору окрестностей Лоринских (Кукуньских) ключей и особенно сорные и рудеральные виды в ее составе за 21 год до нас. В специальной статье (Хохряков, 1979) он приводит 22 сорных вида, а также 9 местных видов, встреченных на территории ТУ. Из 22 заносных видов один вид — *Agrostis hiemalis* DC. (*A. scabra* Willd.) мы считаем местным апофитом.

Согласно «Флоре Магаданской области» (Хохряков, 1985), в список заносных видов следует внести значительные изменения. В этой «Флоре» непосредственно для Лоринских (Кукуньских) ключей указано только 5 видов, упомянутых в публикации 1979 г.: *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Polygonum scabrum* Moench., *Chenopodium glaucum* L., *Thlaspi arvense* L., *Melilotus suaveolens* Ledeb. К ним добавлено 3 вида, не приведенных в этой статье: *Polygonum convolvulus* L., *Spergula sativa* Boen., *Sonchus arvensis* L. Один вид из списка 1979 г. (*Galium aparine* L.) вообще не приведен во «Флоре Магаданской области». Остальные виды из списка 1979 г. в ней приводятся как широко распространенные по всей области культурные, сорные и рудеральные виды без указания на их произрастание на Лоринских (Кукуньских) горячих ключах. Некоторые из этих видов при подготовке «Флоры Магаданской области» были переопределены и в ней им даны новые названия.

В итоге во флоре ТУ Лоринских (Кукуньских) горячих ключей, по данным Хохрякова (1979, 1985), после исправлений и дополнений насчитывается 31 вид (см. далее). Эта флора с некоторыми оговорками может рассматриваться как флора термального урочища на 1974 г., и ее можно сравнить с группой видов «только на ТУ» с небольшими добавлениями из группы «на и вне ТУ» — всего 29 видов.

Приводим список видов термального урочища Кукуньских (Лоринских) горячих ключей, собранных Хохряковым в 1974 г. и Катениным и Резвановой в 1995 г. В списке после названия вида помещены следующие сведения: абориген (АБ) — заносный (З), сорный (С) — культурный (К), однолетник (О) — многолетник (М); а для сохранившихся и вновь появившихся видов — географический элемент (цифрой) долготный и широтный (по: Юрцев и др., 1979); новый для Кукуньских ключей (НК); новый для шестого флористического округа (Н 6); новый для Чукотки (НЧ); распространение по флористическим округам (1—8) в пределах Чукотской флористической провинции (по: Юрцев и др., 1979); категории (по: Дорогостайская, 1972) для аборигенных: остаточные (ОСТ), индифферентные (ИНД), алофиты (АП); для заносных: случайные (СЛ), временные (ВР), натурализовавшиеся (НАТ); специфические (СП) для горячих источников Чукотки (по: Юрцев, 1981); найденные до нас Б. А. Юрцевым (Ю).

Виды, исчезнувшие с территории ТУ к 1995 г.

Poaceae. *Avena sativa* L., 3, К, О; *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., 3, С, О; *Secale cereale* L., 3, К, О; *Triticum aestivum* L., 3, К, О.

Cyperaceae. *Carex pyrenaica* Wahlenb. subsp. *micropoda* (C. A. Mey.) Hult. АБ, М.

Polygonaceae. *Polygonum persicaria* L., 3, С, О; *P. scabrum* Moench., 3, С, О; *Rumex crispus* L., 3, С, М.

Chenopodiaceae. *Chenopodium album* L., 3, С, О; *C. glaucum* L., 3, С, О.

Caryophyllaceae. *Spergula sativa* Boenn., 3, С, О.

Brassicaceae. *Brassica campestris* L., 3, С, О; *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., 3, С, О; *Neslia paniculata* (L.) Desv., 3, С, О; *Raphanus sativus* L., 3, К, О; *Sinapis arvensis* L., 3, С, О; *Thlaspi arvense* L., 3, С, О.

Fabaceae. *Melilotus suaveolens* Ledeb., 3, С, О.

Primulaceae. *Trientalis europaea* L., АБ, М.

Lamiaceae. *Galeopsis bifida* Boenn., 3, С, М.

Asteraceae. *Sonchus arvensis* L., 3, С, М.

Виды, сохранившиеся на территории ТУ к 1995 г.

Polypodiaceae. *Athyrium cyclosorum* (Rupr.) Maxon, АБ, М; 7, 3; 5, 6; ОСТ; СП.

Poaceae. *Agrostis scabra* Willd., АБ, М; 6, 6; 5, 6, (8); АП; СП. *Elytrigia repens* (L.) Nevski, 3, С, М; 2, 6; 6, 7; НАТ.

Polygonaceae. Polygonum convolvulus L., 3, C, O; 1, 6; 1, 6, 8; BP.
Caryophyllaceae. Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong., AB, M; 13, 6; 6—8; ИНД, СП. *S. media* (L.) Vill., 3, C, O; 1, 6; 4, 6; HAT.
Onagraceae. Epilobium hornemannii Reichenb., AB, M; 14, 4; 5, 6, 8; AP, СП.
Cornaceae. Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn., AB, M; 14, 3; 5, 6, 8; ИНД; СП.
Solanaceae. Solanum tuberosum L., 3, K, O; СП.
Rubiaceae. Galium brandegei A. Gray, AB, M; 1, 4; 1, 5—8; OCT; СП.

Виды, появившиеся на ТУ после 1974 г.

Poaceae. Agrostis stolonifera L., AB (3), M; 2, 6; H 6; 1, (7); OCT (BP). *Alopecurus arundinacea* (Trin.) Beal., 3, C, M; 1, 6; HЧ; BP. *Festuca pratensis* Huds., 3, C, M; 1, 6; HЧ; BP. *Poa pratensis* L., AB (3), M; 1, 6; HK; 1, 3, 4, 6—8; AP (HAT). *Puccinellia hauptiana* V. Krecz., AB, M; 11, 6; HK; 1, 4—8; AP; СП.
Juncaceae. Juncus ambiguus Guss. var. *ossoraicus* (V. Novikov) V. Novikov., AB, O; 7, 3; HK; 5, 6; AP; СП.
Polygonaceae. Polygonum humifusum Pall., AB (3), O; 2, 3; H 6; 1, 8; OCT (BP). *Rumex longifolius* DC., 3, C, M; 1, 6; HЧ; HAT.
Caryophyllaceae. Stellaria crassifolia Ehrh., AB, M; 1, 5; 1—8; ИНД; Ю. *S. graminea* L., 3, C, O; 1, 6; HЧ; BP.
Brassicaceae. Arabis kamtschatica (Fisch.) Ledeb., AB, M; 7, 3; 1, 2, 4—8; ИНД; Ю. *Erysimum cheiranthoides* L., AB (3), O; 1, 6; HK; 1, 4, 6, 7; AP (HAT). *Rorippa palustris* (L.) Bess., AB (3), O; 1, 6; HK; 1, 2, 4—8; OCT (BP); СП.
Fabaceae. Trifolium repens L., 3, C, M; 1, 6; HЧ; BP.
Onagraceae. Epilobium palustre L., AB, M; 1, 5; 1, 4—8; ИНД; Ю.
Apiaceae. Anethum graveolens L., 3, K, O; HЧ; СП.
Plantaginaceae. Plantago major L., AB (3), M; 14, 6; HK; 5, 6; AP (BP); СП.
Asteraceae. Lepidothea suaveolens (Pursh) Nutt., 3, C, O; 1, 6; HЧ, BP. *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip., AB (3), M; 1, 1; HK; 1, 3, 4, 6—8; AP (HAT).

Виды списка Хохрякова относятся к 27 родам и 15 семействам. Их можно подразделить на местные (8 видов, 28 %) и заносные (23 вида, 72 %); однолетники (19 видов, 61 %) и многолетники (12 видов, 39 %). Среди заносных видов культурных 5 (22 %) и сорных 18 (78 %).

Сопоставление списков ведущих семейств двух временных состояний флоры ТУ (табл. 5) показало, что число семейств, родов и видов со временем незначительно уменьшилось. Более сильные изменения наблюдаются в списках семейств: 4 семейства теперь вообще не представлены на ТУ, причем одно из них (*Chenopodiaceae*) ранее входило в число ведущих. С другой стороны, в списке семейств появились 3 новых, два из которых (*Juncaceae*, *Plantaginaceae*) представлены местными, а одно (*Apiaceae*) — культурным видами. Повысился ранг семейств *Caryophyllaceae*, *Asteraceae*, понизился — семейств *Brassicaceae*, *Polygonaceae*.

Эти изменения в основном произошли в результате увеличения числа аборигенных видов (с 8 до 18) и уменьшения заносных (с 23 до 11). При этом число однолетних видов уменьшилось с 19 до 11, а многолетних увеличилось с 12 до 18. Среди заносных абсолютно и относительно уменьшилось число культурных видов — с 5 (22 %) до 2 (18 %). Все эти изменения связаны с прекращением функционирования в 1985—1990 гг. теплиц, огородов и птицефермы, из-за чего на территорию ТУ перестали поступать семена сорных и культурных растений и начался процесс стабилизации его флоры. В 1995 г. мы зафиксировали лишь промежуточную фазу этого процесса.

Весь процесс нам представляется как быстрое выпадение случайных видов, замедленное — временных и формирование группы натурализовавшихся заносных видов. В ходе этого процесса происходят изменения и среди местных видов: часть остаточных видов может прекратить свое существование на ТУ, индифферентные

ТАБЛИЦА 5

Таксономическая структура флоры термального
урочища Кукуньских ключей в 1995 и 1974 гг.

Семейства	Год исследования			
	1995 г.		1974 г.	
	Число видов	Место в списке	Число видов	Место в списке
<i>Poaceae</i>	7	1	6	1—2
<i>Caryophyllaceae</i>	4	2	3	4
<i>Brassicaceae</i>	3	3—5	6	1—2
<i>Polygonaceae</i>	3	3—5	4	3
<i>Onagraceae</i>	2	6—7	1	
<i>Asteraceae</i>	2	6—7	1	
<i>Fabaceae</i>	1		1	
<i>Polypodiaceae</i>	1		1	
<i>Rubiaceae</i>	1		1	
<i>Solanaceae</i>	1		1	
<i>Cornaceae</i>	1		1	
<i>Chenopodiaceae</i>	—		2	5
<i>Cyperaceae</i>	—		1	
<i>Primulaceae</i>	—		1	
<i>Lamiaceae</i>	—		1	
<i>Juncaceae</i>	1		—	
<i>Plantaginaceae</i>	1		—	
<i>Apiaceae</i>	1		—	
Число видов	29		31	
родов	23		27	
семейств	14		15	

виды, вероятно, мало изменяют свою численность и распространение, в то время как может уменьшиться число видов-апофитов и сократиться их обилие и распространение по территории ТУ.

Общими в обеих флорах ТУ являются 10 видов; 6 из них местные многолетние специфические термофильные виды. Из них 2 вида остаточных (*Athyrium cyclosorum*, *Galium brandegei*), два апофита (*Agrostis scabra*, *Epilobium hornemannii*) и два индифферентных (*Stellaria calycantha*, *Chamaepericlymenum suecicum*). Одним из четырех заносных видов, существующих на ТУ в течение более 20 лет, является *Elytrigia repens*, широко распространенный по ТУ (встречен в 12 % геоботанических описаний) главным образом на теплых участках открытого искусственного грунта (огороды), на газонах у домов и единично в теплицах и на валу между руслами с горячей водой. Этот вид можно считать натурализовавшимся на ТУ.

Сходную позицию на ТУ занимает заносный однолетник, натурализовавшийся вид *Stellaria media*, встреченный в 30 % геоботанических описаний главным образом на умеренно теплых местах: огородах, газонах у домов, в окрестностях птицефермы. Немного реже он господствует в более теплых местах: на валу большого бассейна и в теплицах. *Polygonum convolvulus* встречается довольно ограниченно (в 6 описаниях), главным образом в теплицах и на огородах. Его можно считать временным видом на Кукуньских ключах.

Культурное заносное растение *Solanum tuberosum* встречено один раз на наиболее теплом огороде. Его существование на ключах, вероятно, поддерживается живущими здесь сторожами, поэтому мы относим его к категории временных видов.

Во флоре ТУ 1995 г. отсутствует 21 вид, найденный там в 1974 г., в том числе 2 местных и 19 заносных. Один из местных видов *Carex pyrenaica* subsp. *micropoda* — растение мест скопления снега, встречен нами только вне ТУ. В 1974 г. его можно было отнести к категории остаточных видов. При ослаблении влияния хозяйственной деятельности он может вернуться на территорию ТУ. Другой местный вид *Trientalis europaea* — специфический термофил, тоже относится к остаточным видам, но восстановление его на Кукуньских ключах затруднено, так как он произрастал только на ТУ.

Исчезнувшие заносные 19 видов можно подразделить на культурные (4) и сорные (15), а также многолетние (2) и однолетние (17). Все культурные виды являются однолетними и, вероятно, не давали семян в местных условиях. Они исчезли с территории ключей как только перестали высеваться заново в теплицах и на огородах или заноситься на ключи с комбикормом. Эти виды относились к категории случайных.

Часть однолетних сорняков, заносимых с семенами культурных растений и комбикормами, по-видимому, тоже не давали семян. Некоторые виды, дававшие всхожие семена, исчезли из-за ухудшения условий после разрушения теплиц и прекращения распашки и удобрения огородов. Они относились к категории временных видов. Многолетние сорные 2 вида, видимо, не давали всхожих семян или исчезли в связи с ухудшением температурных условий в местах их произрастания.

На ТУ нами отмечено 19 видов, не приведенных в работах Хохрякова: 7 заносных и 12 местных видов, среди которых 4 специфических термофила; среди заносных — 4 многолетних и 3 однолетних вида.

Заносное однолетнее культурное растение *Anethum graveolens* найдено один раз на самом теплом участке огорода. Вероятно, это растение было посеяно сторожами, так как оно росло на одном участке с картошкой. Возможно, что в условиях ТУ его семена вызревают и прорастают на следующий год. Дорогостайская (1972) нашла этот вид на Чукотке в окрестностях пос. Провидения в открытом грунте и отметила, что он в этих условиях может сохраняться в течение многих лет самостоятельно за счет созревших семян.

Однолетний заносный сорняк *Stellaria graminea* был найден несколько раз на огородах, а однолетний *Lepidotheca suaveolens* — один раз на дорожке между домом и огородом. Вероятно, эти 2 вида были занесены на ключи в последние годы существования на них теплиц и фермы и поддерживаются на них благодаря ежегодному созреванию семян. Возможно, они не были замечены А. П. Хохряковым. Мы считаем их временными видами.

Многолетние заносные виды (*Alopecurus arundinacea*, *Festuca pratensis*, *Trifolium repens*), вероятно, были компонентами посевов травосмесей для подкормки животных. Лисохвост встречен нами несколько раз на огородах и один раз в теплице. Овсяница преимущественно в вегетативном состоянии встречена несколько раз на огородах, а клевер — один раз в теплице. Плодородная и довольно теплая почва позволяет этим видам существовать на ключах в течение нескольких лет. Возможно, они попали на ключи после посещения ключей Хохряковым. Наименьшие шансы натурализоваться на ключах имеют клевер и овсяница. *Rumex longifolius* — многолетний заносный сорняк, встречен несколько раз на огородах. По-видимому, здесь у него вызревают семена и он может натурализоваться на ключах. Хохряков указывает для ключей *Rumex crispus* — вид щавеля, довольно близкий нашему.

На территории ключей очень обильны местные однолетние апофиты и антропохоры: *Tripleurospermum hookeri* (встречен в 53 % геоботанических описаний) и *Erysimum cheiranthoides* (встречен в 55 % описаний). Вероятно, они попали на ключи и широко на них расселились после 1974 г., так как сейчас их присутствие трудно не заметить. Эти виды можно считать заносными натурализовавшимися. Еще один однолетний местный вид *Polygonum humifusum* встречен нами однажды на площадке для стоянки машин. Возможно, он попал на территорию ключей недавно и еще не

успел широко распространиться, так как он образует здесь семена. Формально он является временным заносным видом.

Местный однолетник *Juncus ambiguus* var. *ossoraicus* в пределах ТУ распространен довольно широко (в 17 % описаний) по берегам горячих и теплых ручьев и водоемов, большей частью в нарушенных местообитаниях, и один раз — в слабо нарушенном сообществе с папоротником. Этот вид можно назвать апофитом. Этот таксон приводит для Чукотского п-ова Хохряков (1985) под названием *Juncus ranarius* Songen et Perrier ex Billot., при этом он указывает на приуроченность его разновидности (var. *ossoraicus* V. Novikov) к горячим ключам. В. С. Новиков (1985) сообщает о нахождении этой разновидности *Juncus ambiguus* у горячих ключей на Чукотском п-ове. Вероятно, этот таксон имели в виду Б. А. Юрцев (1981) и другие ботаники, говоря о находках *Juncus bufonius* L. s. l. около горячих ключей Чукотского п-ова. Однако ни эта разновидность *J. ambiguus* или *J. ranarius*, ни *J. bufonius* s. l. до нас для Кукуньских ключей не указывались.

Местные многолетние 8 видов различаются широтой распространения на ТУ, путями попадания на ключи и перспективами сохранения на них после завершения процесса стабилизации флоры Кукуньских ключей. Местный многолетник *Plantago major* встречен в небольшом числе описаний в теплицах и на огородах. Наличие плодоношения указывает на возможность сохранения его на термах Кукуньских ключей на умеренно обогреваемых и удобренных участках. Этот вид можно считать апофитом или временным заносным. Вид приводится для Кукуньских ключей впервые. Юрцев (1981) включает его в число специфических для горячих ключей Чукотского полуострова. *Poa pratensis* — местный многолетник, распространенный довольно широко в пределах ТУ (17 % геоботанических описаний). Он встречен главным образом на слабо обогреваемых нарушенных местообитаниях (огородах), но отмечен и в теплицах, и в холодных ненарушенных местообитаниях. Он изредка господствует в сообществах на огородах. Его можно считать апофитом или натурализовавшимся заносным. Впервые приводится для Кукуньских ключей. *Agrostis stolonifera* — местный многолетник, встречен один раз в теплице. Исходя из этого его можно считать временным заносным видом, который исчезнет после окончательного разрушения теплиц и искусственного слоя почвы. Найден впервые на Кукуньских горячих ключах и на Чукотском п-ове. *Rorippa palustris* — местный многолетник, встречен один раз на площадке около птицефермы. Отмечен на Кукуньских ключах впервые. Этот вид можно рассматривать как остаточный местный или как временный заносный из-за его редкой встречаемости и приуроченности к нарушенным и удобренным местам. Юрцев (1981) считает этот вид специфическим для горячих ключей Чукотского п-ова, а Дорогостайская (1972) рассматривает его в пределах Арктики как очень широко распространенный апофит. *Puccinellia hauptiana* широко распространен на ТУ (встречен в 59 % геоботанических описаний) и иногда встречается вне его. Господствует или имеет большое обилие в 16 % описаний в очень теплых, умеренно теплых и холодных сильно увлажненных нарушенных местах. Его можно отнести к группе апофитов. Дорогостайская (1972) считает его в восточном секторе Арктики натурализовавшимся антропохором. Юрцев (1981) относит его к видам, специфичным для горячих ключей Чукотского п-ова, но не указывает его для Кукуньских горячих ключей в списке специфических видов. *Arabis kamtschatica* — местный многолетник, редко встречается на ТУ в слабо нарушенных холодных местообитаниях, на этом основании его можно считать индифферентным видом. *Epilobium palustre* — местный многолетник, встречающийся довольно часто (в 7 % описаний) в специфических увлажненных, нарушенных теплых местообитаниях. Этот вид можно отнести к индифферентным. *Stellaria crassifolia* встречен на ТУ несколько раз на огородах с теплым искусственным субстратом. Его можно считать индифферентным видом, перешедшим на нарушенные местообитания, но не распространившимся широко.

За 21 год, прошедший после посещения Хохряковым Кукуньских (Лоринских) горячих ключей, из флоры ТУ исчез 21 вид, среди которых заносные составляют

90 %. В числе 10 сохранившихся видов заносные составляют 36 %, а местные — 64 %. В числе 19 новых видов — 12 местных (63 %) и 7 заносных (37 %). В итоге во всей флоре ТУ в 1974 г. было 72 % заносных и 28 % местных видов, а в 1995 г. стало 37 % заносных и 63 % местных.

Во флоре ТУ в 1995 г. стало больше многолетников — 19 видов (63 %) вместо 12 (39 %) и меньше культурных среди заносных — 2 вместо 5 видов. Сем. *Brassicaceae* в 1995 г. совсем не представлено в группе культурных видов. Нет в 1995 г. на ТУ видов из семейств *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*. Семейства *Poaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae* сохранили свои позиции в списке ведущих семейств среди заносных видов.

Исчезнувшие 19 видов заносных растений, по классификации Дорогостайской, были случайными. Причиной исчезновения некоторых заносных видов могло быть изменение температурного режима, прекращение регулярного удобрения и обработки почвы в теплицах и на огородах. Эти обстоятельства могли привести к вытеснению их более нетребовательными местными и заносными видами.

Для выяснения вопроса о специфических видах ТУ Кукуньских горячих ключей рассмотрим 16 местных видов группы «только на ТУ» и 2 вида из группы «на и вне ТУ» (*Puccinellia hauptiana*, *Chamaepericlymenum suecicum*). Последние 2 вида рассматриваются нами как компоненты флоры ТУ, вышедшие на прилегающие к нему участки окружающего ландшафта (см. список). Из них к специфическим для Чукотских горячих ключей относятся 10 видов.

Так как горячие ключи на Чукотском п-ове встречаются только на территории пятого (Колючинского) и шестого (Крайне-Восточного) флористических округов Чукотской флористической провинции, то имеет смысл установить приуроченность специфических видов флоры ТУ к ботанико-географическим округам (по: Юрцев и др., 1979). Из 10 специфических видов 5 являются бореальными и 5 — гипоарктическими; 6 видов относятся к долготной панарктической фракции, 2 — к амфиберингийской и 2 — к преимущественно американской фракции; 7 видов встречаются только или почти только в пятом и шестом округах, а остальные 3 вида встречаются почти во всех округах. По реакции на деятельность человека специфические виды подразделяются на группы в следующем соотношении: остаточные и индифферентные — по 3 вида, апофиты — 4 вида.

Из 10 специфических видов, найденных нами на ТУ, 4 вида не были обнаружены там Хохряковым, они не указаны для Кукуньских ключей и Юрцевым в списке специфических видов (Юрцев, Полозова, 1981). В отношении *Rorippa palustris*, *Plantago major* можно допустить, что их не заметили при сборах гербария, так как и сейчас они встречаются редко, не обильно, в ограниченном наборе местообитаний. Возможно, они были занесены на Кукуньские ключи после посещения их этими исследователями. Однако *Puccinellia hauptiana*, *Juncus ambiguus* var. *ossoraicus* сейчас очень широко распространены на ТУ и встречаются в виде одновидовых группировок по сырым берегам теплых ручьев и канав. Возможно, их не заметили раньше, потому что они еще не вышли на местообитания, нарушенные позже в процессе земляных работ на ключах. Можно также предположить, что они попали на Кукуньские ключи после 1974 г. и быстро захватили свободные участки вдоль водоемов.

В заключение можно сказать, что начавшееся в 1965 г. хозяйственное освоение Кукуньских ключей привело к гибели нескольких местных реликтовых видов (нам известно 2 таких вида: *Carex cryptocarpa*, *Trientalis europaea*), появлению на нарушенных местообитаниях тундровых апофитов-рудералов (*Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamerion angustifolium* и др.), более широкому распространению на нарушенных местообитаниях местных термофильных видов (*Agrostis scabra*, *Puccinellia hauptiana* и др.) и поселению и натурализации видов, занесенных человеком из удаленных южных территорий и из близких западных и южных районов Чукотки (*Elytrigia repens*, *Stellaria media*, *Erysimum cheiranthoides*).

Мы исследовали флору Кукуньских ключей через 21 год после изучения этой флоры Хохряковым и через 5 лет после прекращения сельскохозяйственной деятельности на них. То состояние флоры ТУ, которое мы застали, является начальной стадией стабилизации флористического комплекса, сложившегося на ключах за 25 лет хозяйственной деятельности человека. Спустя 21 год из флоры ТУ исчез 21 вид, появилось 19 новых видов (в том числе 16 видов — новых для Кукуньских горячих ключей), сохранилось 10 видов. При этом уменьшилось количество заносных, культурных, сорных, однолетних; увеличилось число местных и многолетних видов.

Среди 29 видов, встреченных только на ТУ, 8 видов относятся к категории специфических для термальных источников Чукотского п-ова (Полозова, Юрцев, 1981); 2 специфических вида встречаются также вне ТУ в долине реки, текущей от ключей. Впервые для Кукуньских ключей нами приводятся 4 вида, указанных Б. А. Юрцевым в списке специфических видов ключей Чукотского п-ова. Два специфических вида, найденных до нас на Кукуньских ключах, в 1995 г. там уже отсутствовали. Специфические виды по географическим группам распределяются поровну между бореальной и гипоарктической фракциями, 6 видов относятся к панарктической и 4 — к азиатско-американской фракциям; большинство их встречается только в Берингско-Чукотской подпровинции Чукотской флористической провинции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дорогостайская Е. В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л., 1972. 172 с.
Катенин А. Е., Резванова Г. С. Очерк флоры и растительности района Кукуньских (Лоринских) горячих ключей (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 15—27.
Новиков В. С. Сем. *Umbelliferae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 57—88.
Полозова Т. Г., Юрцев Б. А. Парциальная флора окружения горячих ключей: сосудистые растения // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 94—121.
Тихомиров Б. А. К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1427—1445.
Хохряков А. П. Сорная и рудеральная флора окрестностей Лоринских горячих источников (Магаданская обл., Чукотский р-н) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 444—445.
Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 398 с.
Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Сравнительный анализ трех локальных флор на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 1—12.
Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 31 X 1997

SUMMARY

The aims of the present work are the study of the species interchange between the flora of the thermal locality (TL) and flora of the surrounding tundras, anthropogenic influence over the TL flora and flora's stabilization after the cessation of this influence, revealing the specific thermophilic species. The whole flora was divided into three parts, the species found only outside TL (179 species), those found only within TL (29), and those found both within TL and outside it (64). Among the latter, 62 species enter TL and 2 go out of it. Kukun hot springs flora, revealed by A. P. Khokhrjakov in 1974 (31 species) and that revealed by the author in 1995 (29 species) is compared. The increasing of the number of the aboriginal species (63 % instead of 28 %) and perennial species (63 % instead of 39 %) was established. 21 species disappeared, 19 ones appeared, 10 were preserved. 10 specific thermophilic species were revealed, among them four were new for the Kukun springs.

УДК 633.2/.3.03 : 581.9

© К. А. Куркин, П. И. Комахин, С. Г. Коптелова

ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ЕСТЕСТВЕННЫХ СЕНОКОСОВ ПО ДАННЫМ ИХ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО ОПИСАНИЯ

K. A. KURKIN, P. I. KOMAKHIN, S. G. KOPTELOVA. ASSESSMENT OF THE NATIVE HAYLAND QUALITY USING THEIR GEOBOTANICAL DESCRIPTION

Качество естественных сенокосов определяется показателями съедобности даваемого ими сена (коэффициентом поедаемости, содержанием ядовитых и вредных растений). Для определения этих показателей вычислены: 1) ориентировочные коэффициенты пересчета процентов проективного покрытия в проценты от веса сена (для 66 видов); 2) коэффициенты поедаемости для 167 видов и степень ядовитости 42 видов, встречающихся на лугах Окской поймы. По величине коэффициента поедаемости сена выделено 5 градаций качества сенокосов. Качество экологических типов сенокосов с полидоминантными травостоями варьирует в широких пределах.

Бонитировка лугов должна прежде всего отразить количество и качество корма, который может быть получен с них при современном их состоянии (Цаценкин, 1949).

Качество (кормовая ценность) луговых травостоев определяется их съедобностью (поедаемостью, наличием ядовитых и вредных растений) и питательностью (удельным содержанием кормовых единиц, протеина и др.). При этом съедобность корма имеет приоритетное значение, поскольку природные травостои, обладающие хорошей поедаемостью, как правило, имеют достаточно высокую питательность, тогда как травостои, имеющие по данным химического анализа высокую питательную ценность, могут быть несъедобными и потому в итоге характеризоваться нулевой кормовой ценностью.

Съедобность луговых травостоев предопределяется их ботаническим составом. Поэтому каждое геоботаническое описание луга потенциально содержит достаточно полную информацию о съедобности его травостоя. Однако даже в последней «Все-союзной инструкции ...» (1984) поедаемость травостоев предлагается оценивать по грубо ориентировочным придержкам И. В. Ларина (1933), предложенным им более 60 лет назад; при этом имеющаяся в геоботанических описаниях потенциальная информация игнорируется. Между тем после 1933 г. по инициативе и под руководством Ларина была проделана огромная работа по сбору и публикации сведений о съедобности растений (как в зеленом состоянии, так и в сене) для различных видов скота. Однако результаты этой работы геоботаниками практически не используются ввиду отсутствия соответствующей методики.

Такая методика нами предлагается. При ее разработке (применительно к сенокосам) необходимо было решить две задачи: 1) пересчета имеющихся в геоботанических описаниях данных о проективном покрытии видов в проценты от веса сена; 2) количественной интерпретации литературных данных о съедобности луговых растений. Эти задачи решались нами применительно к сенокосам Окской поймы.

Пересчет данных о проективном обилии в проценты от веса сена

Имеются работы, в которых на основе корреляционного анализа выводятся уравнения регрессии для расчета урожайности трав по данным об их проективном покрытии (Ипатов, 1962; Раменский, 1966; Горин, Савкина, 1990 и др.). Для нас особый интерес представляла большая статья Л. Г. Раменского (1966), опубликованная уже после его смерти в сборнике, посвященном его памяти.

ТАБЛИЦА 1

Ориентировочные коэффициенты пересчета (K_n) процентов проективного обилия видов в проценты от веса сена

Вид	K_n	Вид	K_n
<i>Dianthus fischeri</i> *	2.9	<i>Rhinanthus angustifolius</i>	1.0
<i>Festuca rubra</i>	2.0	<i>Rumex confertus</i>	1.0
<i>Carex acuta</i>	2.0	<i>Veronica longifolia</i>	1.0
<i>Tanacetum vulgare</i>	2.0	<i>Trifolium montanum</i>	0.9
<i>Carex vulpina</i>	1.9	<i>Stellaria palustris</i>	0.9
<i>Phalaroides arundinacea</i>	1.6	<i>Galium verum</i>	0.9
<i>Phleum pratense</i>	1.6	<i>Ranunculus polyanthemos</i>	0.9
<i>Festuca pratensis</i>	1.5	<i>Lythrum salicaria</i>	0.9
<i>Potentilla argentea</i>	1.5	<i>Lotus corniculatus</i>	0.9
<i>Carex vesicaria</i>	1.5	<i>Vicia cracca</i>	0.8
<i>Allium angulosum</i>	1.5	<i>Trifolium pratense</i>	0.8
<i>Tragopogon orientalis</i>	1.5	<i>Achillea millefolium</i>	0.8
<i>Centaurea jacea</i>	1.4	<i>Sanguisorba officinalis</i>	0.8
<i>Poa angustifolia</i>	1.3	<i>Lysimachia vulgaris</i>	0.8
<i>P. palustris</i>	1.3	<i>Filipendula vulgaris</i>	0.8
<i>Bromopsis inermis</i>	1.2	<i>Carex praecox</i>	0.7
<i>Agrostis tenuis</i>	1.2	<i>Filipendula ulmaria</i>	0.7
<i>Koeleria delavignei</i>	1.2	<i>Medicago falcata</i>	0.6
<i>Calamagrostis canescens</i>	1.2	<i>Echium vulgare</i>	0.6
<i>Alopecurus pratensis</i>	1.2	<i>Convolvulus arvensis</i>	0.6
<i>Glyceria maxima</i>	1.2	<i>Galium uliginosum</i>	0.5
<i>Thalictrum lucidum</i>	1.2	<i>Myosotis palustris</i>	0.5
<i>Equisetum arvense</i>	1.2	<i>Symphytum officinale</i>	0.5
<i>Lathyrus pratensis</i>	1.1	<i>Geranium pratense</i>	0.4
<i>Agrostis gigantea</i>	1.0	<i>Galium rubioides</i>	0.2
<i>Elytrigia repens</i>	1.0	<i>Taraxacum officinale</i>	0.2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1.0	<i>Plantago lanceolata</i>	0.2
<i>Beckmannia eruciformis</i>	1.0	<i>Fragaria viridis</i>	0.2
<i>Stellaria graminea</i>	1.0	<i>Agrostis stolonifera</i>	0.1
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1.0	<i>Glechoma hederacea</i>	0.09
<i>Cirsium arvense</i>	1.0	<i>Ranunculus repens</i>	0.07
<i>Thalictrum simplex</i>	1.0	<i>Potentilla anserina</i>	0.06
<i>Achillea cartilaginea</i>	1.0	<i>Lysimachia nummularia</i>	0.03

Примечание. * — названия растений в статье даны по «Определителю растений Мещеры» (1986, 1987).

В уравнение регрессии он ввел «видовой коэффициент проективного веса растений» (r), который собственно и представляет требуемый нам коэффициент пересчета процентов проективного обилия в проценты от веса сена. Однако пользоваться имеющимися в этой статье коэффициентами нецелесообразно, поскольку они основаны на однократных учетах и их цифровые выражения характеризуют не средние, а, скорее, экстремальные значения этих коэффициентов (например, при обилии или отсутствии генеративных побегов, мощно развитых растений или, наоборот, угнетенных). Поэтому для вычисления усредненных коэффициентов пересчета процентов проективного обилия в проценты от веса сена (табл. 1) мы использовали данные собственных многолетних учетов на закрепленных площадках кратко- и долгопоемных лугов, на которых ежегодно в течение 8 лет (1961—1968 гг.) в период сенокосной спелости травостоев определяли проективное обилие видов и процент их в сене (по данным видового разбора пробных снопов).

Конечно, в представленный список (табл. 1) вошли не все виды, встречающиеся на сенокосах Окской поймы, но, как отмечал Раменский (1966: 41), «каждый ботаник, знающий приведенные в таблице растения, легко сможет по аналогии с ними судить о видах, не включенных в таблицу, но сходных с ними по форме и экологии».

Как показывают данные табл. 1, все высокорослые виды трав имеют относительно высокие коэффициенты (> 1.0). Злаковидные травы также имеют коэффициенты пересчета $K_p > 1.0$. При прочих равных условиях узколистные злаки со свернутыми или сложенными листовыми пластинками имеют более высокие коэффициенты пересчета, чем злаки с широкими и относительно тонкими листовыми пластинками. Особенно велики различия коэффициентов пересчета среди двудольных. Максимальные коэффициенты имеют такие узколистные виды с тяжеловесными безрозеточными генеративными побегами, как *Dianthus fischeri* и *Tanacetum vulgare*. Низкие коэффициенты (0.4—0.1) имеют виды с широкими горизонтально расположенными листовыми пластинками (*Geranium pratense*, *Fragaria viridis*), а также розеточные виды (*Taraxacum officinale*, *Potentilla anserina*, виды рода *Plantago*). Минимальный коэффициент пересчета у лугового чая (*Lysimachia nummularia*).

Анализ имеющихся у нас данных показывает, что реальные видовые коэффициенты пересчета процентов покрытия в проценты от веса сена определяются не только жизненным состоянием особей растений, но и тем сообществом, в которое они входят. Так, например, верховые злаки в травостоях с преобладанием ползучего и розеточного разнотравья имеют очень высокие коэффициенты пересчета, а в верховозлаковых травостоях их коэффициенты пересчета снижаются, приближаясь к единице. В первом случае к ориентировочным коэффициентам необходимо делать надбавки, а во втором — ориентировочные коэффициенты следует снижать до 1.0. Наоборот, виды ползучего и розеточного разнотравья имеют минимальные коэффициенты пересчета в травостоях с преобладанием верховых злаков, а в травостоях, где они сами преобладают, их реальные коэффициенты пересчета возрастают, приближаясь к единице. В случае полидоминантных травостоев без явного преобладания какого-либо морфологического типа вышеприведенные ориентировочные коэффициенты не требуют поправок.

Вычисленные посредством коэффициентов пересчета проценты видов в сене требуют корректировки, с тем чтобы их сумма для всех видов равнялась 100 %. Корректировка сводится к пропорциональному уменьшению процента каждого вида, если сумма процентов всех видов превышает 100 %, или, наоборот, к пропорциональному увеличению процента каждого вида, если сумма их оказалась меньше 100 %. Точность определенных таким образом процентов от веса сена для каждого вида вполне достаточна для последующей количественной оценки показателей съедобности сена.

Количественная оценка съедобности сена

Съедобность сена определяется прежде всего его поедаемостью. Под ней понимается «охотность», с которой растение поедается животными (Ларин, Ларина, 1956). Общепринята шестибальная шкала оценки степени поедаемости: 0 — не поедается; 1 — поедается плохо или только изредка; 2 — поедается неохотно (лишь после использования лучше поедаемых растений); 3 — поедается удовлетворительно (всегда, но менее охотно, чем другие); 4 — хорошо, но без выбора из травостоя; 5 — поедается отлично (всегда в первую очередь).

Поедаемость большинства видов трав существенно изменяется по фазам развития. С учетом того, что заготовка сена на пойменных лугах проводится в относительно поздние сроки (не ранее начала цветения преобладающих видов трав), при использовании литературных данных о поедаемости учитывались оценки, относящиеся только к этим срокам и фазам.

Укосные луга с обилием крупных зонтичных и других видов сочного грубостебельного разнотравья (*Heracleum sibiricum*, *Angelica archangelica*, *Rumex confertus* и

ТАБЛИЦА 2

Степень поедаемости некоторых видов трав
в сене и силосе

Вид	Степень поедаемости, балл	
	в сене	в силосе
<i>Heracleum sibiricum</i>	2.2	4.0
<i>Angelica archangelica</i>	1.75	4.5
<i>Petasites spurius</i>	1.0	4.0
<i>Artemisia absinthium</i>	0.5	3.5
<i>Rumex confertus</i>	1.0	4.0
<i>Cirsium arvense</i>	3.0	4.0
<i>Phragmites australis</i>	3.0	5.0
<i>Phalaroides arundinacea</i>	3.8	5.0
<i>Bromopsis inermis</i>	4.2	4.0
<i>Alopecurus pratensis</i>	4.3	4.0

др.) для заготовки сена малопригодны, поскольку листья этих растений при сушке легко разрушаются, а толстые стебли, содержащие много влаги, крайне медленно сохнут, вызывая порчу сена. Менее водянистые стебли *Seseli libanotis* при высыхании сильно твердеют («как палки»), снижая поедаемость сена (Работнов, 1954). Напротив, качество силоса, даваемого этими видами, хорошее (табл. 2).

Ядовитые растения, как правило, не поедаются или поедаются крайне плохо (Ларин, Ларина, 1956, и др.). Степень их ядовитости оценивается по трех-балльной отрицательной шкале: -1 — растения, подозрительные на ядовитость (этим же баллом оцениваются вредные растения, портящие животноводческую продукцию, а также плохо сохнувшие, вызывающие порчу сена); -2 — умеренно ядовитые, -3 — крайне ядовитые. Эта шкала является как бы продолжением шкалы поедаемости и составляет вместе с ней единую шкалу съедобности.

Съедобность одних и тех же видов трав различна при скармливании в зеленом состоянии и при скармливании в сене. Поэтому при обобщении литературных данных нами учитывались сведения о съедобности только в сене.

Основным источником сведений о съедобности луговых трав является трехтомник «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» (1950, 1951, 1956). По многим видам трав в нем достаточно полно собрана имевшаяся на тот период информация об их съедобности (поедаемости, ядовитости, вредности) для различных видов скота. Мы использовали данные о съедобности сена для крупного рогатого скота. Особой полнотой собранных данных отличаются сводки по видам, описанным И. В. Лариным и Т. А. Работновым. Из более ранних работ нами использованы сводки Л. А. Чугунова (1940) и А. М. Дмитриева (1941), а из более поздних — работы Н. Г. Андреева (1961, 1971, 1981), М. С. Рогова (1970), А. К. Дударя (1971, 1980), П. Ф. Медведева, А. И. Сметанниковой (1981), С. И. Дмитриевой с соавт. (1982), Г. М. Шекуна (1987), «Справочник по кормопроизводству» (1961, 1985), «Справочник по сенокосам и пастбищам» (1986). Отдельные сведения о поедаемости и ядовитости луговых трав найдены во «Флоре СССР».

Поскольку оценки степени съедобности (поедаемости + ядовитости) многих видов трав у разных авторов в той или иной мере расходятся, при их обобщении вычислялись средние оценки. Однако при наличии новейших данных им отдавалось предпочтение.

Средние данные о степени съедобности (поедаемости, ядовитости) видов трав, встречающихся на сенокосах Окской поймы, сведены в табл. 3. Эти данные имеют качественный характер. Количественным выражением степени поедаемости является коэффициент поедаемости, который отражает полноту использования корма и устанавливается экспериментально.

ТАБЛИЦА 3

Степень съедобности и коэффициенты поедаемости в сене
видов трав, встречающихся на сенокосах Окской поймы

Вид	Степень съедобности, балл	Коэффициент поедаемости (в сене)
<i>Achillea cartilaginea</i>	3	0.65
<i>A. millefolium</i>	2.8	0.60
<i>Agrostis gigantea</i>	4.1	0.86
<i>A. stolonifera</i>	4	0.85
<i>A. tenuis</i>	3.1	0.68
<i>Alchemilla vulgaris</i> s. l.	3	0.65
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	-1	
<i>Allium angulosum</i>	-1	
<i>A. oleraceum</i>	-1	
<i>Alopecurus geniculatus</i>	3.8	0.81
<i>A. pratensis</i>	4.3	0.89
<i>Angelica archangelica</i>	3(-0.5)	0.65(0.1)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	3.6	0.77
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0.5	0.1
<i>Arctium tomentosum</i>	0	0.0
<i>Aristolochia clematidis</i>	-1	
<i>Artemisia abrotanum</i> (<i>A. procera</i>)	0	0.0
<i>A. absinthium</i>	-0.5	
<i>A. austriaca</i>	3.6	0.77
<i>A. campestris</i>	4	0.85
<i>A. vulgaris</i>	3	0.65
<i>Astragalus cicer</i>	3.5	0.75
<i>A. danicus</i>	4.6	0.94
<i>Barbarea vulgaris</i>	3.5	0.75
<i>Beckmannia eruciformis</i>	3.5	0.75
<i>Berteroa incana</i>	1	0.2
<i>Bidens tripartita</i>	0	0.0
<i>Briza media</i>	3.5	0.75
<i>Bromopsis inermis</i>	4.2	0.88
<i>Bunias orientalis</i>	2	0.4
<i>Butomus umbellatus</i>	0	0.0
<i>Calamagrostis canescens</i>	2	0.4
<i>C. epigeios</i>	0.9	0.18
<i>Caltha palustris</i>	0	0.0
<i>Calystegia sepium</i>	-2	
<i>Campanula giomerata</i>	3	0.65
<i>C. patula</i>	3	0.65
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3	0.65
<i>Cardamine dentata</i> (<i>C. pratensis</i>)	3	0.65
<i>Carduus crispus</i>	-1	
<i>Carex acuta</i>	2.9	0.62
<i>C. caespitosa</i>	0.8	0.16
<i>C. hirta</i>	-1	
<i>C. leporina</i>	3.7	0.79
<i>C. nigra</i>	3	0.65
<i>C. pallescens</i>	2.77	0.57
<i>C. praecox</i>	4.2	0.88
<i>C. vesicaria</i>	0.8	0.16

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Вид	Степень съедобности, балл	Коэффициент поедаемости (в сене)
<i>Carex vulpina</i>	2.5	0.52
<i>Carum carvi</i>	4.5	0.92
<i>Cenolophium denudatum</i>	2.5	0.52
<i>Centaurea jacea</i>	3	0.65
<i>C. scabiosa</i>	3.5	0.75
<i>Cerastium arvense</i>	1.5	0.3
<i>C. holosteoides (C. caespitosa)</i>	2.5	0.52
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	-1.5	
<i>Chenopodium album</i>	1	0.2
<i>Cicuta virosa</i>	-3	
<i>Cirsium arvense</i>	3(-0.5)	0.65
<i>C. vulgare</i>	0	0.0
<i>Convolvulus arvensis</i>	-2	
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	-3	
<i>Coronilla varia</i>	0.6	0.12
<i>Crepis sibirica</i>	3	0.65
<i>C. tectorum</i>	3	0.65
<i>Cytisus ruthenicus</i>	-1.5	
<i>Dactylis glomerata</i>	3.9	0.83
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	-0.5	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1	0.2
<i>Dianthus borbassii</i>	1	0.2
<i>D. deltoides</i>	3	0.65
<i>D. fischeri</i>	3	0.65
<i>Eleocharis palustris</i>	4	0.85
<i>Elytrigia repens</i>	4.7	0.95
<i>Equisetum arvense</i>	-2	
<i>E. fluviatile</i>	-3	
<i>Erigeron acris</i>	0	0.0
<i>Eryngium planum</i>	1	0.2
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	-1	
<i>Euphorbia esula</i> s. l.	-0.5	
<i>Festuca pratensis</i>	4.7	0.97
<i>F. rubra</i>	3.9	0.83
<i>F. valesiaca</i>	4	0.85
<i>Filipendula ulmaria</i>	3	0.65
<i>F. vulgaris</i>	1	0.2
<i>Fragaria viridis</i>	3	0.65
<i>Galeopsis speciosa</i>	-2	
<i>Galium aparine</i>	0	0.0
<i>G. mollugo</i>	-1	
<i>G. rubioides</i>	3	0.65
<i>G. uliginosum</i>	1	0.2
<i>G. verum</i>	3.5	0.75
<i>Genista tinctoria</i>	-1	
<i>Geranium pratense</i>	0.6	0.12
<i>Geum rivale</i>	1	0.2
<i>Glechoma hederacea</i>	0.5	0.1
<i>Glyceria maxima</i>	1.8	0.36
<i>Helichrysum arenarium</i>	0	0.0

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Вид	Степень съедобности, балл	Коэффициент поедаемости (в сене)
<i>Helictotrichon pubescens</i>	3.5	0.75
<i>Heracleum sibiricum</i>	2.2	0.45
<i>Hieracium pilosella</i>	0.5	0.1
<i>H. umbellatum</i>	0.5	0.1
<i>Hypericum perforatum</i>	-1	
<i>Iris pseudacorus</i>	2	0.4
<i>Juncus effusus</i>	3	0.65
<i>J. filiformis</i>	3	0.65
<i>Kadenia dubium</i>	0	0.0
<i>Knautia arvensis</i>	3	0.65
<i>Koeleria delavignei</i>	1	0.2
<i>K. glauca</i>	2	0.4
<i>Lathyrus pratensis</i>	3.8	0.81
<i>Lavatera thuringiaca</i>	0.5	0.1
<i>Leontodon autumnalis</i>	2.8	0.6
<i>L. hispidus</i>	4	0.85
<i>Lepidium rudemale</i>	-1	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0.5	0.1
<i>Lotus corniculatus</i>	3.8	0.81
<i>Luzula multiflora</i>	2	0.4
<i>L. pallescens</i>	3	0.65
<i>Lycopus europaeus</i>	0	0.0
<i>L. exaltatus</i>	0	0.0
<i>Lysimachia nummularia</i>	-0.5	
<i>Lythrum salicaria</i>	0	0.0
<i>Matricaria perforata (M. inodora)</i>	2	0.4
<i>Medicago falcata</i>	4.4	0.91
<i>Melilotus albus</i>	2.5	0.52
<i>M. officinalis</i>	2	0.4
<i>Mentha arvensis</i>	0	0.0
<i>Myosotis palustris</i>	2	0.4
<i>Nardus stricta</i>	0.6	0.12
<i>Oenanthe aquatica</i>	-2	
<i>Oenothera biennis</i>	4	0.85
<i>Ononis arvensis</i>	0	0.0
<i>Origanum vulgare</i>	0.5	0.1
<i>Petasites spurius</i>	1	0.2
<i>Phalaroides arundinacea</i>	3.8	0.81
<i>Phleum phleoides</i>	4	0.85
<i>P. pratense</i>	4.3	0.89
<i>Phlomis tuberosa</i>	2.5	0.52
<i>Pimpinella saxifraga</i>	4	0.85
<i>Plantago lanceolata</i>	3	0.65
<i>P. major</i>	1.5	0.3
<i>P. media</i>	3.3	0.71
<i>Poa angustifolia</i>	4.3	0.89
<i>P. palustris</i>	4.5	0.92
<i>P. pratensis s. str.</i>	4.4	0.91
<i>P. trivialis</i>	3.8	0.81
<i>Polygala comosa</i>	0	0.0

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Вид	Степень съедобности, балл	Коэффициент поедаемости (в сене)
<i>Polygonum aviculare</i>	4	0.85
<i>P. bistorta</i>	3.5	0.75
<i>P. minus</i>	-3	
<i>P. scabrum</i>	4	0.85
<i>Potentilla anserina</i>	-1	
<i>P. argentea</i>	3.3	0.71
<i>P. erecta</i>	2	0.4
<i>P. norvegica</i>	3.5	0.75
<i>Prunella vulgaris</i>	3.3	0.71
<i>Ranunculus acris</i>	-0.5	
<i>R. auricomus</i>	0	0.0
<i>R. polyanthemus</i>	0.5	0.1
<i>R. repens</i>	1.2	0.24
<i>Rhinanthus angustifolius</i>	-1	
<i>Rorippa amphibia</i>	-2	
<i>R. brachycarpa</i>	-2	
<i>Rosa majalis</i>	0	0.0
<i>Rubus caesius</i>	2	0.4
<i>Rumex acetosa</i>	2.3	0.47
<i>R. acetosella</i>	1	0.2
<i>R. confertus</i>	-1	
<i>R. thyrsiflorus</i>	1.8	0.36
<i>Salix triandra</i>	3.7	0.79
<i>Sanguisorba officinalis</i>	3.9	0.83
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	3	0.65
<i>Scirpus maritimus</i>	1	0.2
<i>S. sylvaticus</i>	3	0.65
<i>Scutellaria galericulata</i>	0.5	0.1
<i>Sedum acre</i>	-0.5	
<i>S. purpureum</i>	0	0.0
<i>Senecio jacobaea</i>	-1.5	
<i>Seseli libanotis</i>	1	0.2
<i>Silene vulgaris</i>	1	0.2
<i>Solidago virgaurea</i>	1	0.2
<i>Stachys palustris</i>	-1	
<i>Stellaria graminea</i>	-1	
<i>S. palustris</i>	-1	
<i>Symphytum officinale</i>	2.5(-1)	0.52
<i>Tanacetum vulgare</i>	-1	
<i>Taraxacum officinale</i>	3	0.65
<i>Thalictrum lucidum</i>	2	0.4
<i>T. minus</i>	2.5	0.52
<i>T. simplex</i>	1	0.2
<i>Tragopogon orientalis</i>	4.3	0.89
<i>Trifolium alpestre</i>	3	0.65
<i>T. hybridum</i>	3.7	0.79
<i>T. montanum</i>	3.2	0.69
<i>T. pratense</i>	4.6	0.94
<i>T. repens</i>	3.5	0.75
<i>Typha angustifolia</i>	0	0.0

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Вид	Степень съедобности, балл	Коэффициент поедаемости (в сене)
<i>Urtica dioica</i>	3	0.65
<i>Valeriana officinalis</i>	3	0.65
<i>Veratrum lobelianum</i>	-3	
<i>Verbascum thapsus</i>	-0.5	
<i>Veronica chamaedrys</i>	4	0.85
<i>V. longifolia</i>	2	0.4
<i>V. spicata</i>	0	0.0
<i>Vicia cracca</i>	4.2	0.88
<i>V. sepium</i>	4.3	0.89
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	-1.5	
<i>Viola canina</i>	0.5	0.1
<i>Xanthium strumarium</i>	-2.5	

Анализ экспериментальных данных показывает, что сено таких отлично поедаемых трав, как *Festuca pratensis*, имеет коэффициент поедаемости 0.95—1.0, таких хорошо (но менее охотно) поедаемых, как *Festuca rubra*, — около 0.85, удовлетворительно поедаемых — около 0.65 (Чугунов, 1934; Максимов, 1940; Колосова, 1951). Непоедаемые травы по самому своему определению имеют коэффициент поедаемости, равный 0. Исходя из этого, методом интерполяции в табл. 3 для съедобных видов трав приводятся данные не только о степени поедаемости, но и соответствующие им коэффициенты поедаемости (в сене).

Вычисление коэффициента поедаемости сена лугового травостоя (по данным его геоботанического описания) сводится к следующему:

- 1) процент проективного покрытия каждого компонента травостоя пересчитывается в процент от веса сена (посредством умножения на соответствующие ориентировочные коэффициенты);
- 2) полученные данные корректируются, исходя из того, что их сумма должна составлять 100 %;
- 3) весовой процент каждого съедобного компонента умножается на соответствующий ему коэффициент поедаемости;

ТАБЛИЦА 4

Амплитуда варьирования коэффициента поедаемости сена некоторых экологических типов лугов Окской поймы (на примере лугов двух крупных пойменных хозяйств Спасского р-на Рязанской обл.)

Экологический тип*	Фитоценоз	Коэффициент поедаемости	
		мин.	макс.
5	Щучково-злаковый	0.57	0.73
12	Злаково-разнотравный	0.58	0.80
16	Кострецовый с канареечником	0.68	0.89
18	Канареечниковый	0.72	0.82
19	Разнотравно-тимopheевковый	0.61	0.89
24	Канареечничково-манниково-стройносоковый	0.40	0.54

Примечание: * — в этой и последующих таблицах номера экологических типов лугов Окской поймы даны согласно нашей классификации (Куркин, Ярошенко, 1992).

4) сумма полученных значений после отделения двух знаков справа составляет искомый коэффициент поедаемости сена в целом.

Как показывают данные табл. 4, коэффициент поедаемости сена лугов, относящихся к одному и тому же экологическому типу, может варьировать в весьма широких пределах. Поэтому коэффициенты поедаемости сена целесообразно вычислять по каждому контуру, выделяемому при картировании.

Бонитировка лугов по качеству даваемого ими сена

Согласно ГОСТ, сено естественных лугов по качеству разделяется на 3 класса: 1-й — содержание в 1 кг сена не менее 0.64 кормовых единиц (к. е.) и не менее 11 % протеина; 2-й — к. е. не менее 0.58, протеина не менее 9 %; 3-й — к. е. не менее 0.50, протеина не менее 7 %. При более низких показателях сено оценивается как неклассное. Такая односторонняя (только по показателям питательности) оценка качества сена вполне приемлема для сеяных сенокосов, в травостоях которых отсутствуют ядовитые виды трав, а коэффициент поедаемости сена при своевременной и качественной его заготовке близок к единице (0.9—1.0). Однако для естественных сенокосов, в травостоях которых могут преобладать плохо поедаемые виды трав и встречаются ядовитые, игнорировать степень съедобности сена при оценке его качества нельзя.

Как показывают данные табл. 5, низкие показатели питательности сена (содержание к. е. и протеина), лимитирующие его классность, в Окской пойме характерны лишь для пустошных лугов (экологические типы 1, 2, 3, 4). Но эти луга характеризуются и крайне низкой съедобностью сена (коэффициент поедаемости 0.16—0.32). В остальных экологических типах лугов Окской поймы показатели питательности сена (при своевременной его заготовке) не лимитируют его качества. Но для целого ряда экологических типов лугов (10, 11, 12, 18—22, 24, 25) качество сена может лимитироваться его низкой съедобностью в связи с преобладанием плохо поедаемых видов трав. Таким образом, ведущими показателями, определяющими качество даваемого естественными лугами сена, являются показатели его съедобности.

ТАБЛИЦА 5

Поедаемость сена, содержание в нем кормовых единиц и протеина
(для основных типов лугов Окской поймы на эталонных участках)

Экологический тип	Фитоценоз	Коэффициент поедаемости	Количество кормовых единиц в 1 кг	Содержание протеина, %
1	Разнотравно-мохово-лишайниковый	0.20	0.47	6.3
2	Волосистостребиновый	0.16	0.56	7.2
3	Белоусовый	0.25	0.44	5.1
3а	Душистокolosково-разнотравный	0.60	0.55	8.7
4	Белоусово-щучковый	0.32	0.54	9.0
4а	Душистокolosково-щучковый	0.46	0.59	10.3
5	Щучково-злаковый с гравилатом	0.73	0.70	14.1
9	Мелкоразнотравный	0.68	0.64	11.5
10	Горноклеверно-таволжковый	0.50	0.63	10.3
11	Свербигово-маловасилистниковый	0.53	0.61	11.5
12	Злаково-луговогераниевый	0.58	0.61	11.8
14	Кострецовый с ежой сборной	0.80	0.70	15.5
19	Разнотравно-злаковый	0.61	0.62	11.3
18—22	Канаресчничково-стройноосоковый	0.56	0.63	12.0
24, 25	Стройноосоково-манниковый	0.40	0.62	11.5

ТАБЛИЦА 6

Шкала качества даваемого естественными лугами сена и показатели, его определяющие

Градации качества сена	Показатели съедобности		Показатели питательности	
	коэффициент поедаемости	доля ядовитых трав, %	количество кормовых единиц в 1 кг	содержание протеина, %
Хорошее	>0.80	≤0.5	≥0.64	≥11
Выше среднего	0.80—0.71	≤0.5	≥0.60	≥9.5
Среднее	0.70—0.61	≤1.0	≥0.56	≥8
Ниже среднего	0.60—0.50	≤1.0	≥0.50	≥7
Плохое	<0.50	>1.0	<0.50	<7

При отсутствии ядовитых растений съедобность корма определяется коэффициентом поедаемости. По его величине целесообразно выделить 5 градаций: более 0.80; 0.80—0.71; 0.70—0.61, 0.60—0.50, менее 0.50 %. Наличие умеренно ядовитых растений в количестве не более 0.5 %, согласно ГОСТ, не снижает качества сена. В сене 2-го и 3-го классов допускается наличие 1 % ядовитых трав. При большем содержании ядовитых трав сено считается неклассным (бракуется).

В итоге нами предлагается 5 градаций качества даваемого лугами сена: «хорошее», «выше среднего», «среднее», «ниже среднего» и «плохое». В табл. 6 сведены показатели, определяющие эти градации.

Коэффициент поедаемости определяет градацию качества сена, если оно отвечает этой градации по остальным показателям. Содержание ядовитых трав становится определяющим, если оно выше допустимого для градации, определяемой коэффициентом поедаемости. Показатели питательности сена в принципе также могут стать определяющими, если они ниже, чем допустимо для градации, определяемой по показателям съедобности. Однако в условиях Окской поймы такие случаи возможны лишь при поздних сроках скашивания или нарушениях технологии сушки сена.

В табл. 7 обобщены данные о варьировании качества сена, даваемого некоторыми экологическими типами лугов Окской поймы.

Как показывают эти данные, лишь особо долгопоемные луга (типы 24 и 25) однозначно характеризуются плохим качеством сена, тогда как краткостоемные и среднестоемные луга (типы 5, 12 и 19) сами по себе не определяют качества сена: в зависимости от наличия ядовитых и обилия плохо поедаемых видов трав качество сена может варьировать от плохого до хорошего. Поэтому качество сенокосов

ТАБЛИЦА 7

Амплитуда варьирования качества сена, даваемого некоторыми экологическими типами сенокосов Окской поймы

Экологический тип	Градации качества сена	
	от	до
5	Плохое	Выше среднего
12	Плохое	Хорошее
19	Плохое	Хорошее
18—22	Ниже среднего	Среднее
24	Плохое	Ниже среднего
25	Плохое	Плохое

необходимо оценивать не типологически, а «индивидуально» — по каждому контуру, выделяемому при геоботаническом обследовании.

Заключение

Бонитировочная оценка качества естественных сенокосов разработана нами на примере лугов Окской поймы. Но она вполне применима к лугам России в целом. При этом показатели съедобности (коэффициент поедаемости, степень ядовитости) видов трав, не вошедших в табл. 3, легко определить путем анализа и обобщения литературных данных. Бонитировочная шкала качества сенокосов (табл. 6) пригодна для всех типов сенокосов. Учитывая важность для практики объективной оценки качества естественных сенокосов, эту оценку целесообразно проводить при камеральной обработке всех материалов геоботанического обследования лугов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Н. Г. Луговоеводство. М., 1961. 568 с.
Андреев Н. Г. Луговоеведение. М., 1971. 270 с.
Андреев Н. Г. Луговоеводство. 4-е изд. М., 1981. 383 с.
Всесоюзная инструкция по проведению геоботанического обследования природных кормовых угодий и составлению крупномасштабных геоботанических карт. М., 1984. 105 с.
Горин В. И., Савкина С. Н. К вопросу о корреляции между проективным покрытием и массой травянистых растений // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 111—115.
Дмитриев А. М. Луговоеводство с основами луговоговедения. М., 1941. 352 с.
Дмитриева С. И., Изоловиков В. Г., Конюшков Н. С., Раменская В. М. Растения сенокосов и пастбищ. М., 1982. 248 с.
Дударь А. К. Ядовитые и вредные растения лугов, сенокосов и пастбищ. М., 1971. 96 с.
Дударь А. К. Ядовитые растения лугов и пастбищ. М., 1980. 112 с.
Ипатов В. С. О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 991—992.
Колосова А. В. Поедаемость многолетних трав // Вопросы кормодобывания. М., 1951. С. 23—26.
Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л., 1950. Т. 1. 688 с.; 1951. Т. 2. 948 с.; 1956. Т. 3. 879 с.
Кушкин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 12—26.
Ларин И. В. О нормах и поправочных коэффициентах при учете урожайности кормовых угодий // Сов. ботаника. 1933. № 1. С. 35—44.
Ларин И. В., Ларина В. К. Общие выводы и заключения // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М., 1956. Т. 3. С. 687—819.
Максимов П. К вопросу поедаемости лугово-пастбищных трав // Сов. ботаника. 1940. № 4. С. 57—60.
Медведев П. Ф., Сметанникова А. И. Кормовые растения европейской части СССР. М., 1981. 336 с.
Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.
Работнов Т. А. Некоторые данные по вопросу использования борщевика сибирского, дягиля лекарственного и порезника промежуточного для силосования // Вопросы производства кормов. 1954. Вып. 4. С. 99—104.
Раменский Л. Г. Прямые и комбинированные методы количественного учета растительного покрова // Естественные кормовые угодья СССР. М., 1966. С. 17—45.
Рогов М. С. Ранние корма. М., 1970. 78 с.
Справочник по кормопроизводству. М., 1961. 510 с.
Справочник по кормопроизводству. 2-е изд. М., 1985. 415 с.
Справочник по сенокосам и пастбищам. М., 1986. 335 с.
Цаценкин И. А. Бонитировка пастбищ и сенокосов в связи с их классификацией // Вопросы кормодобывания. М., 1949. Вып. 2. С. 61—64.
Чугунов Л. А. Пастбища на низинном болоте. М., 1934. 45 с.

Чугунов Л. А. Луговоеводство. Л., 1940. 368 с.
Шекун Г. М. Использование пойменных земель в кормопроизводстве. Кишинев, 1987. 294 с.

Дедновская опытная станция
по пойменному луговоедству ВНИИ
кормов им. В. Г. Вильямса
Московская обл.

Получено 9 VI 1997

SUMMARY

The quality of the native haylands is determined by indices of edibility of produced hay (edibility index, content of poisonous and injurious plants). To assess the above indices, the approximate scaling factors of plant projective covering percentage into hay weight percentage (for 66 plant species) and the edibility indices for 167 plant species and poisonousness degree of 42 plant species found in Oka river alluvial plain meadows have been established using edibility index. The quality of ecological types of haylands with polydominant grass stands varies over wide limits.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.263.001.5

© А. Ф. Лукницкая

**МЕЗОТЕНИЕВЫЕ И ДЕСМИДИЕВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (*CHLOROPHYTA*:
MESOTAENIALES, *DESMIDIALES*) КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ
КРАЙНЕГО СЕВЕРА РОССИИ (ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ)**A. F. LUKNITSKAYA. ALGAE OF THE ORDERS *MESOTAENIALES* AND *DESMIDIALES* (*CHLOROPHYTA*) IN THE CONTINENTAL RESERVOIRS OF THE RUSSIAN EXTREME NORTH (REVIEW OF THE RESEARCHES)

Проведен обзор исследований пресноводных водорослей континентальных водоемов Крайнего Севера России. Проанализировано свыше 40 работ (с 1881 г. по настоящее время). Выявлено, что до сих пор наиболее изученными остаются водоемы Большеземельской тундры и Якутии, остальная территория Крайнего Севера нуждается в пристальном изучении, особенно район Чукотского п-ова.

Мезотениевые и десмидиевые водоросли широко распространены по всему Земному шару, но особенно обильно они представлены в регионах Крайнего Севера, где играют важную роль в экосистемах континентальных водоемов.

Одним из главных направлений биологических исследований на севере в последнее время является изучение структуры, функций и динамики биогеоценозов. В приложении к ботаническим исследованиям это означает выяснение экологических и фитоценологических факторов формирования, динамики и устойчивости растительных сообществ.

Пресноводные и почвенные водоросли, играющие существенную роль в экосистемах севера, изучены чрезвычайно слабо. Фактически отсутствуют сведения о видовом составе и количественном распределении водорослей континентальных водоемов севера. Вместе с тем эти данные могут служить одним из наиболее чутких показателей состояния водных экосистем.

Цель данной статьи — провести анализ изученности пресноводных водорослей континентальных водоемов Крайнего Севера России.

До 1960-х гг. исследования альгофлоры Крайнего Севера проводились на основе фрагментарных сборов участников различных экспедиций и территориально были приурочены главным образом к морским побережьям. Одной из первых можно считать работу Л. С. Ценковского (1881), изложенную в виде отчета о беломорской экскурсии 1880 г. В ней упоминаются около 10 видов десмидиевых и зигменовых водорослей, найденных на Соловецких о-вах. В работах по северу европейской части России можно найти данные по десмидиевым водорослям Кольского п-ова (Воронихин, 1935, 1936; Косинская, 1934, 1936б, 1951), Новой Земли и Земли Франца-Иосифа (Ширшов, 1935), реки Печоры и Большеземельской тундры (Гецен, 1973, 1978, 1985, 1986, 1990, 1994; Гецен и др., 1994).

Известны сборы Н. Н. Воронихина в бассейне реки Печоры, на о-ве Колгуев, в северной Карелии, Двинско-Печорском флористическом районе; сборы В. П. Савича на территории б. Карело-Финской ССР; сборы А. А. Коршикова в северной Карелии, а также сборы некоторых менее известных коллекторов в бассейне р. Свирь и на Кольском п-ове. Все эти материалы были учтены Е. К. Косинской (1951) при составлении ею обобщающей статьи по десмидиевым водорослям Европейского

Севера, а потом и во «Флоре споровых растений СССР» — Т. 2. «Мезотениевые и гонатозиговые водоросли» (Косинская, 1952) и Т. 5. «Десмидиевые водоросли» (Косинская, 1960). В работе Воронихина (1935) по Кольскому п-ову в озерах Имандра и Нотозеро выявлено около 100 видов мезотениевых и десмидиевых водорослей, среди которых ведущими являются роды *Cosmarium* (34 вида) и *Staurostrum* (22 вида), обильно представлены *Euastrum* и *Closterium*. В работе Косинской (1934) были обработаны 52 пробы водорослей, собранных Ю. Д. Цинзерлингом в 1927 г. в юго-восточной части Кольского п-ова; выявлено 153 видовых и внутривидовых таксона. Ведущее место занимают роды *Cosmarium* (55 видов), *Euastrum* (23), *Closterium* (20) и *Staurostrum* (15). Остальные роды десмидиевых насчитывали не более 6 видов каждый. Косинской (1936б) изучены десмидиевые водоросли оз. Монче (Кольский п-ов), где по числу видов преобладали роды *Staurostrum* (27 видов), *Cosmarium* (24), *Euastrum* (8), *Xanthidium* (7) и *Closterium* (5).

Наиболее полно и глубоко к настоящему времени изучены водоемы Большеземельской тундры. В них обнаружено около 1500 видов и разновидностей водорослей. Десмидиевые водоросли насчитывают 19 родов, 193 вида (257 видов и разновидностей) (Гецен и др., 1994). В альгофлоре Большеземельской тундры ведущими семействами являются *Desmidiaceae* (170 таксонов) и *Closteriaceae* (30 таксонов).

Первое место по видовому разнообразию на севере европейской России занимает род *Cosmarium*, второе — *Staurostrum*, третье — *Closterium*; иногда в зависимости от района исследования и места сбора последние два рода могут меняться местами. В арктических водоемах, по данным М. В. Гецен (1978), до 60 % альгофлоры представляют десмидиевые водоросли.

Первые сведения о десмидиевых Новой Земли появились в статье О. Nordstedt (1876). В ней указываются 15 видов десмидиевых водорослей, собранных в 1871 г. на Маточкином Шаре. N. Wille (1879), обработав материалы с Новой Земли (мыс Сев. Гусиный Нос, зал. Мёллера, Безымянная губа, Маточкин Шар, Костин Шар), приводит 172 вида водорослей, из них более половины десмидиевых. Позднее (Wille, 1887) он указывает 29 видов десмидиевых на юго-западном побережье Новой Земли и Костиного Шара. В работе R. Bold (1887) дается исторический и ботанико-географический очерк десмидиевых севера (Гренландия, Шпицберген, Новая Земля, Сибирь, Лапландия и другие районы). Для Новой Земли автор приводит 171 вид десмидиевых водорослей.

В статье Я. В. Ролла (1924) была описана новая форма редкого вида *Mesotaenium de-greyi* f. *minor* Roll (*M. de-greyi* f. *breve* (W. West) Kossinsk. 1952).

Б. К. Флёровым (1925) были исследованы пресноводные водоросли Белушьяго п-ова; всего отмечено 169 видов, из них на долю десмидиевых приходится 21 вид.

Первые сведения о пресноводных водорослях Земли Франца-Иосифа появились в работе А. Grunow (1884). Позднее для западной части Земли Франца-Иосифа H. Fischer (1897) обнаружил кроме диатомовых незначительное число десмидиевых. К сожалению, в последующих работах (Cleve, 1898; Borge, 1891, 1899; Палибин, 1903) в списках пресноводных водорослей десмидиевые не приводятся. И только в работе Косинской (1933) по сборам В. П. Савича с Земли Франца-Иосифа (острова Гукера, Скот-Кельти, Нортбрук, Белль, Мак-Клинтон, Агат, Альджер) из 83 выявленных видов и разновидностей пресноводных водорослей больше половины (53 вида) составляют десмидиевые.

Для о-ва Вайгач известны работы Nordstedt (1876) и Wille (1879), в которых наряду с десмидиевыми, известными для Новой Земли, указываются 11 видов десмидиевых с Югорского Шара и 18 видов десмидиевых с мыса Гребня.

Для исследований Крайнего Севера начала 1930-х гг. заметным шагом вперед была работа П. П. Ширшова (1935) о пресноводных водорослях Новой Земли и Земли Франца-Иосифа, выполненная с привлечением сравнительно нового для того времени эколого-географического метода в изучении распространения водорослей, т. е., как подчеркивает автор, «сравнивая экологически равноценные ценозы водорослей различных географических областей, можно обнаружить весьма существенные

географические особенности микрофлор этих областей, ускользающие от нас при сопоставлении общих списков найденных форм» (Ширшов, 1935:74). Автор обработал 129 проб, собранных в Арктике в 1930 и 1931 гг. Классификация ценозов в этой работе свелась к их группировке по типам водоемов. Ширшовым выявлено более 60 видовых и внутривидовых таксонов десмидиевых водорослей, среди которых первое место принадлежит *Cosmarium* (30 видов), второе — *Staurastrum* (15) и третье — *Closterium* (7).

Для севера Азиатской России, по-видимому, первой следует считать работу Н. В. Воронкова (1911), в которой дается общая характеристика планктона водоемов без названий водорослей. Упоминание о трех видах десмидиевых водорослей (*Closterium didymotocum* Corda — в реке Омь; *C. kützingii* Bréb. и *Cosmarium botrytis* Menegh. — в 20 верстах от устья р. Лены) можно найти в работе М. В. Виркетиса и И. А. Киселева (1933) «О планктоне Чешской губы». Из материалов П. П. Ширшова, собранных во время его участия в полярной экспедиции на «Сибирякове» под руководством О. Ю. Шмидта в 1932 г., Косинской (1936а) обработаны 34 пробы: острова Диксон, Свердруп, Каменева; бухта Тикси; о-в Бол. Ляховский и бухта Глубокая. Выявлено 123 вида десмидиевых водорослей, которые распределились следующим образом: первое место по количеству видовых и внутривидовых таксонов занимает род *Cosmarium* (66 таксонов), второе — *Staurastrum* (23) и третье — *Closterium* (8). Косинская (1956) по материалам, собранным в 1947 г. Б. И. Городковым и Е. С. Короткевичем с Новосибирских о-вов (57 проб), определила 85 видов десмидиевых водорослей, которые в основном распределились между 3 родами: *Cosmarium* (45 видов), *Closterium* (20) и *Staurastrum* (12).

На территории Азиатской России в большей степени обследована Якутия, планомерное изучение которой началось в конце 1950-х — начале 1960-х гг. (Комаренко, 1955, 1969; Комаренко, Васильева, 1975, 1978; Васильева, 1987, 1989). Всего для Якутии выявлено 175 видов десмидиевых; общей закономерностью является тот факт, что сем. *Desmidiaceae* в альгофлоре ее водоемов занимает первое место по числу видов (175) и второе по числу разновидностей и форм (244), т. е. здесь прослеживается та же закономерность, которая была отмечена для пресноводных водорослей Большеземельской тундры. Из 10 ведущих родов альгофлоры Якутии на 3 первых ранговых места по числу видов претендуют роды *Cosmarium* и *Closterium*.

Планомерное изучение альгофлоры Северо-Восточной Азии началось лишь 25—30 лет тому назад. Сведения о пресноводных водорослях Крайнего Северо-Востока России (Магаданская обл. и особенно Чукотка) до 1981 г. практически отсутствовали. Имелась лишь обработка Воронихиным (1937) материала по Анадырскому р-ну, предоставленного ему Б. П. Сочавой. Наиболее богатым оказалось сем. *Desmidiaceae*, для которого отмечено 40 видовых и внутривидовых таксонов. Работа Косинской (1956), посвященная Новосибирским о-вам, была упомянута нами ранее.

До настоящего времени север Западной Сибири оставался самой малоисследованной областью в гидробиологическом и особенно альгологическом отношении. Известна лишь одна работа по водорослям водоемов п-ова Ямал (Воронков, 1911), о которой было сказано выше. Самые новейшие сведения о водорослях водоемов этого полуострова приведены в статье Ю. В. Науменко и Л. А. Семеновой (1996). В летне-осенний период 1990 г. авторами было собрано 30 планктонных проб. Выявлен 191 видовой и внутривидовой таксон, из которых на долю десмидиевых из всего отдела зеленых водорослей (69 таксонов) приходится больше половины (39 видов, форм и разновидностей). По степени богатства видов роды распределились следующим образом: *Staurodesmus* — 9 видов, *Cosmarium* — 8, *Closterium* — 6 и *Euastrium* — 5.

В заключение следует сказать несколько слов об исследованиях автора на основании собственных полевых сборов природного материала, в том числе при участии в комплексных экспедициях, организованных Отделом геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и Институтом биологии Коми научного Центра УрО РАН: п-ов Таймыр (1980 г.), окрестности г. Воркуты, бассейн р. Кары,

Северный Урал (1983 г.), Чукотский п-ов — районы залива Креста (1988 г.) и бухты Лаврентия (1995 г.), заповедник «Кивач» (1993 г.), Кольский п-ов, Хибин (1994 г.). Всего собрано более 300 фиксированных проб. Кроме того, материал нам любезно предоставляют сотрудники других учреждений, работающие в северных регионах России. По обработанным материалам помимо аннотированных списков родового и видового разнообразия пресноводных водорослей опубликованы статьи о редких видах, обнаруженных на Таймыре и Чукотке, редком явлении конъюгации у 3 видов рода *Closterium* с Северного Урала (Лукницкая, 1986, 1990, 1993) и об альгофлоре некоторых водоемов Таймыра (Лукницкая, Балашова, 1986).

Подводя итог литературному обзору изученности континентальных водоемов севера России, следует отметить, что в настоящее время на этой территории по глубине исследования экосистем водоемов можно выделить два региона — это Большеземельская тундра и Якутия, из которых первое место по охвату и актуальности затронутых проблем принадлежит Большеземельской тундре. Остальные регионы Крайнего Севера до сих пор нуждаются в более пристальном изучении, особенно континентальные водоемы Чукотского п-ова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева И. И. Эвгленовые и желтозеленые водоросли Якутии. Л., 1987. 365 с.
- Васильева И. И. Водоросли водоемов криолитозоны СССР: систематический состав, экология, распространение (на примере Якутии). Дис. ... д-ра биол. наук (в форме научного доклада). Кишинев, 1989. 50 с.
- Виркетис М. А., Киселев И. А. О планктоне Чешской губы // Исследования морей СССР. 1933. Вып. 18. С. 115—143.
- Воронихин Н. Н. Водоросли и их группировки в озерах Имандра и Нотозеро (Кольский полуостров) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1935. Вып. 2. С. 107—150.
- Воронихин Н. Н. Водоросли, собранные в окрестностях Горной станции Академии наук в Хибинах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1936. Вып. 3. С. 395—399.
- Воронихин Н. Н. К флоре пресноводных водорослей Анадырского района // Вестн. Дальневосточ. фил. АН СССР. 1937. Вып. 22. С. 105—116.
- Воронков Н. В. Планктон водоемов полуострова Ямал. Коловратки и общая характеристика планктона // Ежегодник Зоологич. Музея Академии наук. 1911. Т. 16. № 2. С. 180—214.
- Гецен М. В. Водоросли бассейна Печоры: состав и распространение. Л., 1973. 147 с.
- Гецен М. В. Водоросли // Флора и фауна водоемов Европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Л., 1978. С. 11—20.
- Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л., 1985. 165 с.
- Гецен М. В. Проблема места и значения водорослей в сложении экосистем Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры): Дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 1986. 462 с.
- Гецен М. В. Водоросли как конституционная основа жизни высокоширотных экосистем // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1641—1647.
- Гецен М. В. Синезеленые и десмидиевые водоросли в альгофлоре малых водоемов // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 61—72.
- Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.
- Комаренко Л. Е. Десмидиевые водоросли Якутской АССР // Бот. мат. Отд. спор. раст. БИН АН СССР. 1955. Т. 10. С. 116—125.
- Комаренко Л. Е. Гидробиологическая изученность пресных водоемов Якутии // Основные итоги биологических исследований в Якутской АССР (по материалам юбилейной сессии, посвященной пятидесятилетию Октябрьской революции). Якутск, 1969. С. 65—70.
- Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.
- Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1978. 283 с.
- Косинская Е. К. Критический список пресноводных водорослей, собранных В. П. Савичем в Арктической правительственной экспедиции 1930 г. // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1933. Вып. 1. С. 35—52.

Косинская Е. К. Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1934. Вып. 2. С. 57—100.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли из Арктики // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1936а. Вып. 3. С. 401—439.

Косинская Е. К. К флоре десмидиевых озера Монче // Там же. 1936б. С. 451—467.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли (*Desmiales*) Европейского Севера СССР, роды *Penium*, *Closterium*, *Docidium*, *Pleurotaenium*, *Triploceras*, *Tetmemorus* // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1951. Вып. 7. С. 481—712.

Косинская Е. К. Мезотениевые и гонатозиговые водоросли // Флора споровых растений СССР. Т. 2. М.; Л., 1952. 162 с.

Косинская Е. К. К флоре пресноводных водорослей Новосибирских островов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1956. Вып. 10. С. 5—24.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. Т. 5. Вып. 1. М.; Л., 1960. 706 с.

Лукицкая А. Ф. Новые данные о редком для СССР виде *Euastrum spetsbergense* (Nordst.) Krieg. // Новости сист. низш. раст. Л., 1986. Т. 23. С. 54—57.

Лукицкая А. Ф. О редкой водоросли *Mesotaenium chlamydosporum* De Bary (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*) с Чукотского полуострова // Новости сист. низш. раст. Л., 1990. Т. 27. С. 7—9.

Лукицкая А. Ф. О редком явлении конъюгации у некоторых видов *Closterium* Nitzsch (*Chlorophyta*, *Desmiales*), собранных на Урале // Споровые растения Крайнего Севера. Сыктывкар, 1993. С. 26—30.

Лукицкая А. Ф., Балашова Н. Б. Водоросли водоемов // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 156—164.

Науменко Ю. В., Семенова Л. А. К изучению водорослей некоторых водоемов полуострова Ямал (Западная Сибирь) // Новости сист. низш. раст. СПб., 1996. Т. 31.

Палибин И. В. Ботанические результаты плавания ледокола «Ермак» в Северном Ледовитом океане летом 1901 года // Изв. Бот. сада. СПб., 1903. Т. 2. С. 1—128.

Ролл Я. В. Некоторые новые и редкие десмидиевые водоросли // Бот. мат. Ин-та спор. раст. 1924. Т. 3. № 8. С. 121—128.

Флёров Б. К. Пресноводные водоросли Белушьяго полуострова на Новой Земле // Тр. Плавучего морского ин-та. 1925. Вып. 12. С. 15—47.

Ценковский Л. С. Отчет о Беломорской экскурсии 1880 г. // Тр. Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1881. Т. 12. Вып. 1. С. 130—170.

Ширшов П. П. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа (по материалам экспедиций Арктического института 1930 и 1931 гг.) // Тр. Аркт. ин-та. 1935. Т. 14. С. 73—162.

Boldt R. Grunddragen af Desmidiernas utbredning i Norden // Bihang till K. Svensk. Vet.-Akad. Handl. 1887. Bd 13. Afd. 3. N6. P. 1—110.

Borge O. Süßwasseralgen von Franz-Josef-Land, gessammelt von der Jackson-Harmsworthschen Expedition // Öfv. Kongl., Vet.-Akad. Forhandl. 1899. N7. P. 751—766.

Borge O. Ett litet bidrag till Sibiriens Chlorophyllphyceflora // Bihang till K. Svensk. Vet.-Akad. Handl. 1891. Bd 17. Afd. 3. N2. P. 1—16.

Borge O. Süßwasser Chlorophyceen gesammelt von Dr. Osw. Kihlman in Nordlichsten Russland, Gouvernement Archangel // Bihang till K. Svensk. Vet.-Akad. Handl. 1894. Bd 19. Afd. 3. N5. P. 1—39.

Cleve P. T. Diatoms from Franz-Josef-Land collected by Jackson-Harmsworth Expedition // Bihang till K. Svensk. Vet.-Akad. Handl. 1898. Bd 24. Afd. 3. N2. S. 1—26.

Fischer H. Some remarks on the flora of Franz-Josef Archipelago // Geograph. J. 1897. Vol. 3. P. 1—563.

Grunow A. Die Diatomen von Franz-Josef-Land // Denkschr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. Wien. 1884. Bd 48. N2. S. 53—112.

Nordstedt O. Desmidiaceae arctoe // Hedwigia. 1876. N2. P. 19—25.

Wille N. Ferskwandsalger fra Novaja Semija // Öfv. Kongl. Svensk. Vet.-Akad. Forhandl. Stockholm, 1879. N5. P. 13—74.

Wille N. Alger fra Novaia Zemlia og Kara Havet. Dijnphas togtets Zoologok. Botan. Udbytte. Kjobenhavn. 1887. P. 81—90.

The present review includes more than 40 papers on freshwater algae of the continental reservoirs of the Russian Extreme North published since 1881 till the present time. The water reservoirs of the Bolshezemelskaya tundra and Yakutia have been studied to a greatest extent. The other areas of the Russian Extreme North and those of the Chukotka Peninsula in particular need to be thoroughly investigated.

УДК 582.35

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© Е. М. Арнаутова

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГАМЕТОФИТОВ *CONIOGRAMME INTERMEDIA* И *ANOGRAMMA LEPTOPHYLLA* (*PTERIDACEAE*)

E. M. ARNAUTOVA. DEVELOPMENT AND STRUCTURE OF THE GAMETOPHYTES OF *CONIOGRAMME INTERMEDIA* AND *ANOGRAMMA LEPTOPHYLLA* (*PTERIDACEAE*)

Изучено развитие и строение гаметофитов двух редких для флоры России и сопредельных территорий папоротников — *Anogramma leptophylla* и *Coniogramme intermedia*. Отмечено, что прорастание спор обоих видов идет по типу *Adiantum*, развитие проталлия по типу *Vittaria* с небольшими отклонениями у *Anogramma leptophylla*. В процессе развития формируются пластинчатый гаметофит сердцевидной формы у *Coniogramme intermedia* и особый тип таллома с клубневидным образованием на дистальном конце у *Anogramma leptophylla*, при этом у гаметофита *A. leptophylla* обнаружен и особый тип расположения генеративных органов — дистальный, ранее не отмеченный у лентоспорангиатных папоротников.

В природных условиях на рост и развитие всех видов папоротников существенно влияют неблагоприятные условия окружающей среды, нарушенный экологический баланс, а также постоянно возрастающее воздействие антропогенного фактора. Все большее число видов попадает под категорию «редких и исчезающих». Для сохранения природных популяций, для расширения работ по интродукции редких видов необходимо изучение полного цикла развития каждого вида папоротника. Строение спорофитов папоротников изучено довольно подробно, поскольку именно спорофит является доминирующей фазой в жизненном цикле большинства папоротников. Гаметофит традиционно считается однотипным и часто игнорируется исследователями. Работы по изучению морфологии гаметофитов различных видов папоротников, начатые в 30-х гг. нашего столетия, показали значительное разнообразие структур генеративной фазы и дали основание полагать, что гаметофит также обеспечивает надежные морфологические критерии для таксономического и филогенетического анализа (Stokey, 1951, 1960; Atkinson, Stokey, 1964; Nayyar, Kaur, 1968, 1969, 1971; Atkinson, 1973).

Anogramma leptophylla (Sw.) Link. (анограмма тонколистная) — маленький, эфемерный папоротник, внесенный в Красную книгу СССР (Редкие..., 1981) и являющийся редким для Украины (Крым) и Средней Азии. Этот вид имеет широкое географическое распространение и встречается в Восточной Европе, Юго-Восточной Азии, в Австралии, Тасмании, а также в Южной Америке, однако для большинства точек ареала считается редким. Вероятно, это связано с необычным жизненным циклом данного вида. Спорофит *A. leptophylla* — небольшое изящное растение и в отличие от других видов папоротников однолетнее, с рудиментарным корневищем, полностью ежегодно отмирающее. Многолетним является гаметофит.

Спорофит *Coniogramme intermedia* Hieron. (кониограмма средняя) многолетний, с ползучим корневищем, с крупными (до 70 см выс.) вайями. На территории России этот оригинальный папоротник встречается лишь в Приморском крае и в юго-вос-

точной части Хабаровского. Здесь проходит северная граница его ареала, в пределах России этот вид охраняется. Гаметофит *C. intermedia* сердцевидный, эфемерный.

Оба рода систематики обычно относят к одному семейству, но устоявшегося мнения нет, и объем семейства трактуется по-разному: *Gymnogrammaceae* (Cing, 1940), *Hemionitidaceae* (Pichi Sermolli, 1977), *Adiantaceae* (Grabbe et al., 1975), *Pteridaceae* (Tryon, Tryon, 1990).

Материал и методика

Зрелые споры *Anogramma leptophylla* и *Coniogramme intermedia* собраны в коллекции Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, а также выписаны из ботанических садов Душанбе (Таджикистан) и Владивостока. Споры проращивали в лабораторных условиях в чашках Петри на жидкой питательной среде Кнопа. Чашки с посевами размещали на стойке у окна северной экспозиции, что защищало посевы от прямых солнечных лучей. Споры высевали в несколько этапов в феврале—марте. Стадию прорастания и развития молодого проталлия наблюдали на жидкой питательной среде, затем для дальнейшего нормального развития молодые гаметофиты пересаживали в чашки Петри на земляную смесь (рН около 6.5). По мере развития и роста спорофита посевы анограммы поливали раствором CaCO_3 (3 г/л) 1—2 раза в месяц до слабощелочной реакции субстрата (рН 7.5—8), для посевов кониограммы кислотность почвы не меняли. Наблюдения и зарисовки проводили непосредственно на живом материале без предварительной фиксации. Для изучения строения генеративных органов зрелые гаметофиты фиксировали в смеси ФАА (70 % этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7).

Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4. Зрелые талломы зарисовывали при увеличении $\times 16$, молодые проталлии, клетки крыльев таллома при увеличении $\times 200$, гаметангии — $\times 400$.

Результаты и их обсуждение

Своеобразное строение гаметофита *Anogramma leptophylla* уже неоднократно привлекало внимание исследователей (Goebel, 1877; Bauke, 1878; Schussing, 1913; Beck, 1918; Eberle, 1973; Mehra, Sandhu, 1976; Harvinder, Harvinder, 1980), но почти во всех работах внимание исследователей было сосредоточено на морфологии зрелого гаметофита, оставался неизученным процесс развития таллома. Строение и развитие гаметофита *Coniogramme intermedia* описаны впервые.

Споры *C. intermedia* не крупные, 30—46 мк, радиально-симметричные, трехлучевые, округлые, с гладкой слабозернистой экзиной. Лезура с удлиненными лучами, утолщенными по краям, периспорий отсутствует. Цвет спор буровато-желтый.

Споры *Anogramma leptophylla* также радиально-симметричные, округло-тетраэдрические, чуть крупнее 45—52 мк, в очертаниях с экватора лопастные, почти двояковыпуклые или плосковыпуклые. Лезура с тремя короткими лучами, не достигающими до экватора, слабо утолщенными по краю, тонко заостренными; спородерма двухслойная; периспорий очень тонкий (0.5 мкм), гладкий, растрескивающийся. Цвет спор буровато-коричневый.

Прорастают свежие споры через 4—5 сут после посева; если споры хранились длительное время, возможна задержка прорастания. Так, при посеве спор кониограммы средней, хранившихся в гербарии 16 лет, прорастание началось через 15 сут после посева, кроме того, оно растянулось почти на 2 мес. Процесс прорастания начинается с разбухания содержимого споры за счет абсорбции воды, затем идет процесс разрыва оболочки споры в области трехлучевого рубца. Прорастание обоих изученных видов полярное, т. е. первое клеточное деление в прорастающей споре формирует стенку, параллельную экваториальной плоскости споры (рис. 1, 1). С проксимальной стороны клетки отчленяется небольшая инициаль первого ризоида (рис. 1, 2). Более

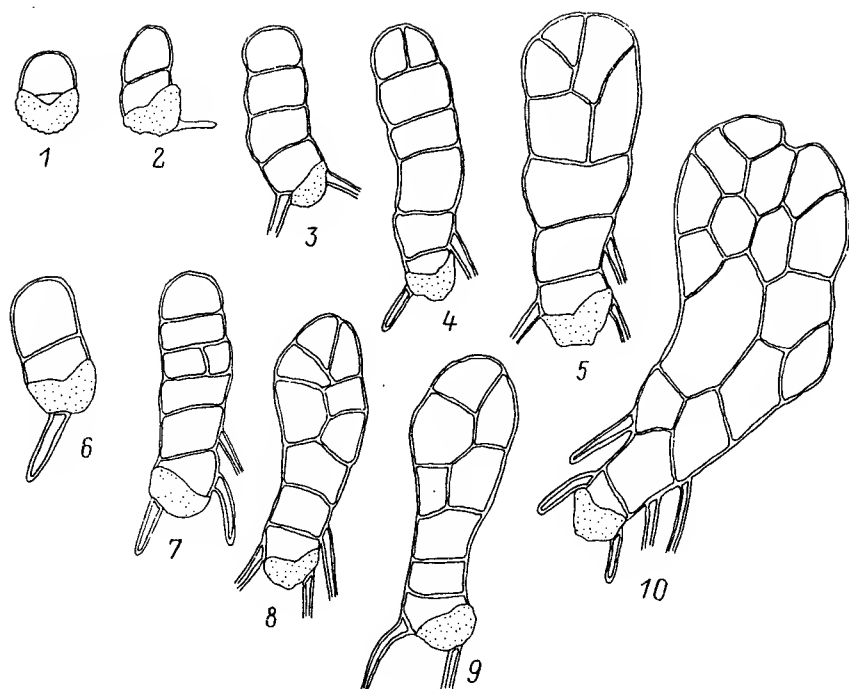


Рис. 1. Прорастание и развитие проталлия *Coniogramme intermedia* (1—5) и *Anogramma leptophylla* (6—10).

Объяснения в тексте.

крупная проталлиальная инициаль затем делится стенкой, перпендикулярной к первой, образуя две дочерние клетки, одна из которых начинает делиться параллельными перегородками, серией делений формируя проталлиальную нить (рис. 1, 3), а другая остается пассивной базальной клеткой и больше не делится, продуцируя только ризоиды. Такой процесс прорастания споры соответствует описанному В. Nayar, S. Kaur (1968) типу *Vittaria*. Однако у анограммы при делении дистальной клетки происходит смещение ризоидальной, вследствие этого наблюдается отклонение от типичного прорастания по типу *Vittaria* (рис. 1, 6). Первичный ризоид и проталлиальная нить удлиняются параллельно экваториальной плоскости споры (рис. 1, 7), тогда как в типичном случае прорастания по типу *Vittaria* ризоид удлиняется в сторону, перпендикулярно экваториальной плоскости споры, что хорошо можно наблюдать при прорастании спор кониогаммы (рис. 1, 2). Проталлиальная нить (протонема) обоих видов обычно состоит из 5—8 бочонковидных клеток (рис. 1, 3, 7), а при недостаточном освещении или при загущенном посеве — из 10—13 клеток удлиненной формы. Стадия протонемы очень короткая, через 1—2 недели она завершается делением терминальных клеток нити и формированием проталлия. Nayar, Kaur (1969) выделяют несколько типов проталлиального развития, которые различаются последовательностью клеточных делений, временем и местом появления меристематических клеток и, как результат, формой зрелого таллома. Формирование талломов у обоих изученных видов идет по типу *Adiantum*. Терминальная клетка делится косой перегородкой или деление идет параллельно продольной оси нити (рис. 1, 4), затем вторая перегородка формирует центральную обратноконусовидную меристематическую клетку (рис. 1, 5, 8). Одновременно вертикальными перегородками могут делиться несколько терминальных клеток нити (рис. 1, 9). Базальная часть нити обычно остается однорядной. Через 2—3 недели формируется лопатчатый, часто вначале асимметричный проталлий (рис. 1, 10). Меристематическая клетка проталлия анограммы нередко смещается из апикального положения в сторону, вследствие

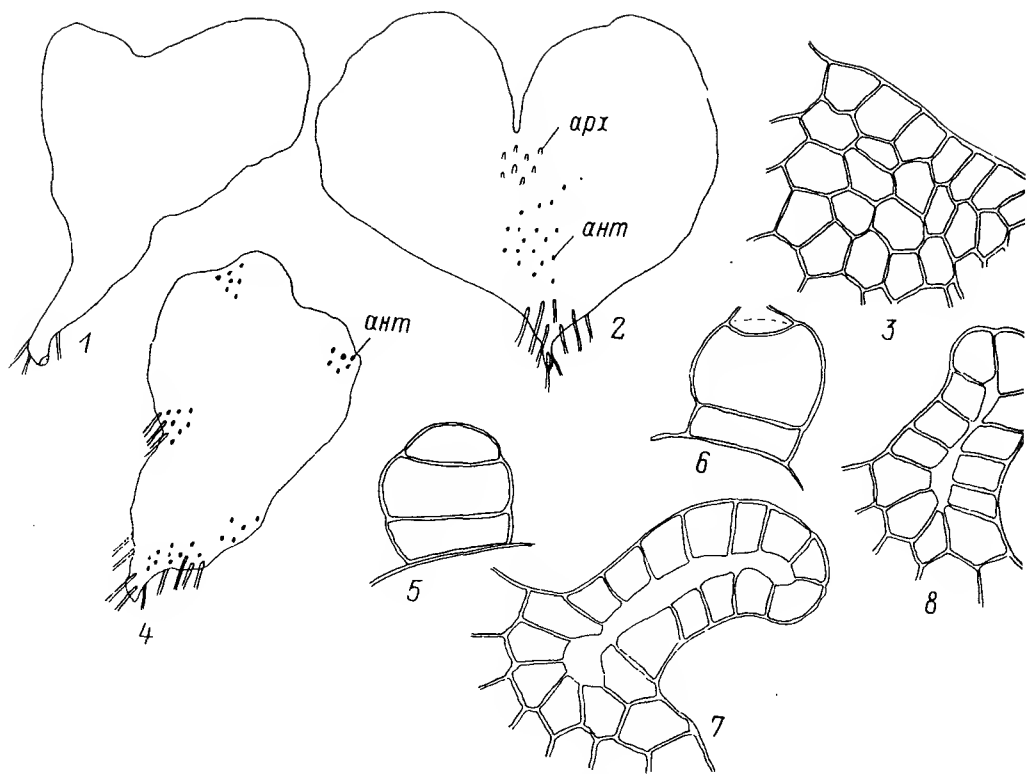


Рис. 2. Строение зрелых гаметофитов *Anogramma leptophylla* (1, 5, 8) и *Coniogramme intermedia* (2—4, 6, 7).

ант — антеридии, арх — архегонии. Объяснения в тексте.

этого сердцевидный таллом приобретает неправильную форму (рис. 2, 1), с крыльями разной величины; такие же талломы отмечены у кониограммы. Апикальная клетка на сердцевидном талломе позднее заменяется многоклеточной меристемой, которая заполняет дно верхушечной выемки. Меристематические клетки формируют центральную архегониальную подушку толщиной в 4—6 слоев клеток.

Зрелый таллом *Coniogramme intermedia* обычно сердцевидный, с широкими крыльями (рис. 2, 2), маргинальные волоски отсутствуют (рис. 2, 3), с глубокой выемкой на вершине, обоеполый, имеющий архегониальную подушку, на которой в зоне верхушечной выемки располагаются архегонии, а антеридии занимают на талломе аксиальное положение, располагаясь в базальной части подушки. Иногда в посевах кониограммы встречаются талломы мелкие, асимметричные, без утолщенной архегониальной подушки, несущие только антеридии, которые разбросаны по всей поверхности таллома (рис. 2, 4).

У талломов *Anogramma leptophylla* многоклеточная меристема и утолщенная архегониальная подушка, обычные для сердцевидных талломов лептоспорангиатных папоротников, не формируются. Кончик ножки таллома углубляется в почву и преобразуется в крахмалосодержащий клубенек. Антеридии образуются на проксимальном конце этих клубеньков, архегонии — в дистальной зоне. Таким образом, гаметангии образуются не на поверхности таллома, а на особом выросте-ножке, который формируется в результате активного роста маргинальных клеток в базальной части таллома. К. Goebel (1877), описывая гаметофит *A. leptophylla*, назвал это образование по аналогии с мхами архегониофором. Вряд ли этот термин правомочен, вероятно, это образование можно считать генеративным «клубеньком», поскольку помимо гаметангиев он несет также многочисленные ризоиды.

Гаметангии занимают на талломе *A. leptophylla* дистальное положение, что не вписывается в предложенную S. Momose (1958) схему распределения генеративных органов на сердцевидных талломах. Мы предлагаем данный тип распределения гаметангиев обозначить как дистальный.

Антеридии как *A. leptophylla* (рис. 2, 5), так и *Coniogramme intermedia* (рис. 2, 6) полусферические, крупные, обычной структуры, развиваются по типу *Polypodiaceae* (Davie, 1951). Состоит антеридий из 3 клеток: дисковидной базальной, кольцевой и оперкулярной. При созревании антеридии вскрываются латеральной порой в оперкулярной клетке (рис. 2, 6). Археогонии обычного для высших папоротников типа: брюшко, погруженное в ткань таллома, и шейка, состоящая из 5—6 пар удлиненных клеток (рис. 2, 7, 8). У кониогаммы она изогнута в сторону подножия таллома, а у анограммы — в сторону проталлия, т. е. в сторону антеридиев.

Спорофит *Coniogramme intermedia* многолетний, с ползучим корневищем, в то время как спорофит *Anogramma leptophylla* эфемерный, однолетний, имеет всего 2—3 некрупных перисторассеченных листа и обычно в течение всей своей короткой жизни прикреплен к гаметофиту. А гаметофит в отличие от спорофита многолетний. При наступлении неблагоприятных условий (холодное время года, засушливый период) пластинчатый сердцевидный таллом *A. leptophylla* отмирает, а генеративный вырост углубляется в почву и перезимовывает. Весной вдоль края старого клубенька развиваются новые. У гаметофитов, найденных в природе, клубенек обладает эндомикоризой (Mehra, Sadhu, 1976). В условиях культуры гифы грибов в генеративных клубеньках не наблюдались, вероятно, по этой причине гаметофиты в культуре обычно недолговечны, тогда как микоризные живут в природе по несколько лет. Гифы грибов проникают в клубеньки через ризоиды.

Выводы

Проведенные наблюдения показали несомненное сходство в развитии гаметофитов изученных видов. И тип прорастания спор, и тип развития проталлия указывают на родство данных родов, и вполне обоснованно их можно относить к одному семейству. Особый тип расположения гаметангиев *Anogramma leptophylla* на генеративных выростах-клубеньках нельзя считать систематическим признаком, это несомненно один из приспособительных признаков, и его появление связано с особой средой обитания данного вида. Чаще всего *A. leptophylla* встречается в горных районах с жарким летом, холодной зимой и с коротким периодом вегетации. В этих экстремальных условиях пластинчатый таллом обречен на гибель (там, где селится *A. leptophylla*, почти не встречаются другие виды папоротников). Ускоренный жизненный цикл (от момента прорастания споры до образования спорофита проходит 60—70 сут, еще через 60 сут наступает момент созревания спор) и наличие генеративного крахмалосодержащего клубенька, способного переждать неблагоприятный сезон в состоянии покоя, являются приспособительными признаками. Интересно, что подобные генеративные клубеньки отмечены для печеночных мхов, найденных в подобных местах обитания в Гималаях (Mehra, Sandhu, 1976). Для лептоспорангиатных папоротников подобные клубеньки обнаружены еще у одного вида анограммы — *A. chaerophylla*, обитающего в горах Мексики.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 97-04-48917).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Atkinson L. R. The gametophyte and family relationships // Suppl. 1 to the Bot. Journ. Linn. Soc. 1973. Vol. 67. P. 41—78.

- Atkinson L. R., Stokey A. G. Comparative morphology of homosporous ferns // *Phytomorphology*. 1964. Vol. 14. N 1. P. 51—70.
- Bauke H. Zur Kenntniss der sexuellen Generation bei den Gattungen *Platyzerium*, *Lygodium* and *Gymnogramma* // *Bot. Zeit.* 1878. Bd 36. N 48. S. 753—780.
- Beck G. Einige Bemerkungen über heimische Farne // *Österr. Bot. Zeit.* 1918. Bd 67. H. 2—5. S. 78—143.
- Ching R. C. On natural classification of the family «*Polypodiaceae*» // *Sunyatsenia*. 1940. Vol. 5. N 4. P. 201—268.
- Davie J. H. The development of the antheridium in the *Polypodiaceae* // *Am. J. Bot.* 1951. Vol. 38. P. 621—628.
- Eberle G. Beobachtungen an Frühlings-Nacktfarn (*Anogramma leptophylla*) am Wuchsort und in der Kultur // *Natur und Mus.* 1973. Bd 103. N 3. S. 93—97.
- Goebel K. Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramma leptophylla* Desv. // *Bot. Zeit.* 1877. Bd 35. S. 671—678, 681—694, 697—711.
- Grabbe A. C., Jermy J. A., Mickel J. T. A new generic sequence for the pteridophyte herbarium // *Fern Gaz.* 1975. Vol. 11. N 1-2. P. 141—162.
- Harvinder K., Harvinder K. C. N. In vitro morphogenetic studies on the gametophyte of *Anogramma leptophylla* (Sw.) Link // *Curr. Sci.* 1980. Vol. 49. N 15. P. 595—596.
- Mehra P. N., Sadhu R. S. Morphology of fern *Anogramma leptophylla* // *Phytomorphology*. 1976. Vol. 26. N 1. P. 60—76.
- Momose S. The anteridial area of the foliate type prothallium in ferns // *J. Jap. Bot.* 1958. Vol. 33. N 2. P. 33—37.
- Nayar B. K., Kaur S. Spore germination in homosporous ferns // *J. Palyn.* 1968. Vol. 4. P. 1—14.
- Nayar B. K., Kaur S. Types of prothallial development in homosporous ferns // *Phytomorphology*. 1969. Vol. 19. N 2. P. 179—188.
- Nayar B. K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // *Bot. Rev.* 1971. Vol. 37. N 3. P. 295—396.
- Pichi Sermolli R. E. G. Tentamen *Pteridophytorum* genera in taxonomicum ordinem redigendi // *Webbia*. 1977. Vol. 31. N 2. P. 313—512.
- Schussnig B. Die Entwicklung des Prothalliums von *Anogramma leptophylla* (L.) Link // *Österr. Bot. Zeitschr.* 1913. Bd 63. S. 97—100.
- Stokey A. G. The contribution by the gametophyte to classification of the homosporous ferns // *Phytomorphology*. 1951. Vol. 1. N 1-2. P. 39—58.
- Stokey A. G. Multicellular and branched hairs on the fern gametophyte // *Amer. Fern J.* 1960. Vol. 50. N 1-4. P. 78—87.
- Tryon A. F., Tryon R. M. *Pteridaceae* // Kubitzki K. The families and genera of vascular plants. 1990. Vol. 1. P. 462—491.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 V 1998

SUMMARY

The development and structure of gametophytes in the two rare for the flora of Russia and adjacent territories ferns *Anogramma leptophylla* and *Coniogramme intermedia* are investigated. In both species the spores germinate according to the *Adiantum*-type, the protallia develop according to *Vittaria*-type with small deviations in *Anogramma leptophylla*. During development, lamellar gametophyte of cordate form is formed in *Coniogramme intermedia*, and the special type of tallus with bulb-like formation on distal end develops in *Anogramma leptophylla*. A special, distal type of arrangement of generative organs, not found in leptosporangiate ferns is found in *A. leptophylla*.

© Э. Э. Егги, Е. К. Потокина

ПЕРЕКРЕСТНИК ИЛИ САМООПЫЛИТЕЛЬ? ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОЕ РАЗДЕЛЕНИЕ ПОЛИПЕПТИДОВ СЕМЯН ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СПОСОБА ОПЫЛЕНИЯ У БОБОВЫХ

E. E. EGGI, E. K. POTOKINA. IS THE PLANT SELF- OR CROSS-POLLINATED? ELECTROPHORETIC SEPARATION OF SEED POLYPEPTIDS AS THE TEST FOR THE POLLINATION MANNER IN LEGUME SPECIES

Для определения характера опыления у бобовых предложен электрофорез белковых экстрактов семян в 12.5 %-ном полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия и меркаптоэтанолом (Laemmli, 1970). Характер белковой вариабельности у облигатных перекрестников и самоопылителев настолько различен, что при визуальном просмотре даже небольшого набора из 5 белковых спектров можно прогнозировать тип опыления анализируемого образца.

Недостаток знаний о системах воспроизведения дикорастущих представителей сем. *Fabaceae* ограничивает возможности сохранения генофонда этого семейства как в природе, так и в коллекциях. На предмет самонесовместимости исследовано всего лишь 2.6 % от общего числа видов бобовых (Агтоуо, 1981), и это явление обнаружено у 71 вида (22.1 % от исследованных). Наибольшее число самонесовместимых видов относится к трнбам *Trifolieae*, *Galegeae*, *Loteae* (Агтоуо, 1981). Семь однолетних видов *Cicer* L. (триба *Cicereae*) являются автогамными (Ladizinsky, Adler, 1976). Роды *Lens* Mill. и *Pisum* L. в трибе *Vicieae* относятся к самосовместимым, а в родах *Vicia* L. (Hanelt, 1989) и *Lathyrus* L. (Brunsbarg, 1977) встречаются перекрестноопыляемые и самоопыляющиеся виды. Еще менее изучены роды, представляющие потенциальный интерес для хозяйственной деятельности человека. Например, в гигантском роде *Astragalus* L. изучены в этом отношении 5 видов, в родах *Onobrychis* Mill. и *Hedysarum* L. — по одному. Способы воспроизведения многолетников, как правило, неизвестны.

Изучая белковый полиморфизм бобовых, введенных в культуру, мы столкнулись с четким делением этих видов на стабильные и изменчивые (Гаврилюк, Егги, 1993). К стабильным относились самоопыляющиеся *Glycine max* (L.) Merr., *Phaseolus vulgaris* L., *Lupinus luteus* L., *Cicer arietinum* L. Крайней изменчивостью состава белков отличались перекрестноопыляемые виды родов *Trifolium* L., *Medicago* L., *Melilotus* Mill., *Onobrychis*. Ранее связь между характером белковой вариабельности и способом опыления была отмечена в исследованиях запасных белков (Конарев, 1985) и ферментов (Яска, 1985) злаков.

Цель настоящей работы — показать возможности электрофореза как тест-метода для прогнозирования характера опыления культурных и дикорастущих видов бобовых.

· Материал и методика

Исследованы семена 27 видов, всего 58 образцов (см. таблицу). Анализировали белковые спектры отдельных семян. Образцы были представлены не менее чем 5 семенами.

Белки выделяли из муки семян трис-глициновым буфером pH 8.3. Электрофорез проводили в 12.5 %-ном полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия и меркаптоэтанолом по Лаемли (Laemmli, 1970). Регистрацию спектров выполняли с помощью «соевой шкалы» (Идентификация..., 1990).

Полипептидный состав семян

В полипептидных спектрах семян основная масса компонентов принадлежит запасным белкам, которые у бобовых представлены вицилино- и легуминоподобными

**Сопоставление коэффициентов полипептидной вариальности
и литературных сведений о способах опыления видов бобовых**

Вид	Способ опыления (литературный источник)	Источник получения образца, происхождение	Вариальность	
			коэффициент Жаккара	визуальная оценка
<i>Cicer arietinum</i> L.	СО (1, 2, 6)	Сорт Краснокутский, ГСИ	0	1
		к-425, Мексика	0.13	1
		к-413, Индия	0	1
		к-1613, Болгария	0	1
		к-331, Армения	0	1
<i>Glycine canescens</i> F. J. Herm	СО (6)	к-8026, Австралия	0	1
<i>G. max</i> (L.) Merr.	СО (6)	к-9582, Украина	0	1
		к-9585, Украина	0.07	1
		к-9581, Украина	0	1
<i>G. tabacina</i> (Labill.) Benth	СО (6)	к-8011, Австралия	0	1
		к-8014, Австралия	0	1
<i>G. tomentella</i> Hayata	СО (6)	к-8039, Австралия	0	1
<i>Lupinus anqustifolius</i> L.	СО (2)	к-2997, Венгрия	0	1
		к-2969, Испания	0.03	1
		к-2971, Белоруссия	0.22	1
		к-2949, Белоруссия	0	1
<i>L. luteus</i> L.	СО (1, 2, 6)	к-1947, Украина	0.10	1
		Сорт Мартин, ГСИ	0.04	1
		Сорт СХА 382, ГСИ	0.16	1
		к-2289, Португалия	0.32	1
<i>L. polyphyllus</i> Lindl.	П (2)	к-1533, Россия	0.77	2
		к-1886, Польша	0.69	2
<i>Medicago sativa</i> L.	П (2); СС, СН (6)	Сорт Bella, INRA	0.28	2
		Сорт Site1, INRA	0.42	2
		Сорт Вавиловка, ГСИ	0.54	2
		Сорт Популяция, ГСИ	0.53	2
<i>Melilotus officinalis</i> Lam.	СС (6, 7, 8)	Сорт Донецкий, ГСИ	0.57	3
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	СН (1, 6)	Сорт Султан, ГСИ	0.90	3
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	СО (2, 6)	Сорт Первомайская, ГСИ	0	1
<i>Pisum elatius</i> Bieb.	СС (6)	к-1949,	0.59	3
<i>P. sativum</i> L.	СС (2, 6)	Сорт Победитель, ГСИ; к-5114,	0.17	1
<i>Trifolium ambiguum</i> Bieb.	—	БИН	0.72	3
<i>T. pannonicum</i> Jacq.	—	БИН	0.85	3
<i>T. pratense</i> L.	СН (2, 6)	Сорт Сиворицкий, ГСИ	0.79	3
<i>Vicia eriocarpa</i> (Hausskn.) Halussy	П (5)	к-34431, Германия	0.90	3
		к-35138, Греция	0.82	3
<i>V. ervilia</i> (L.) Willd.	СО (5, 8)	к-35931, Чехия	0.16	1
		к-367845, Бельгия	0	1
		к-36749, Франция	0.27	1
<i>V. hirsuta</i> (L.) Gray	СО (5, 8)	к-30579, Армения	0	1
		к-31056, Украина	0	1
		к-36749, Австралия	0	1

ТАБЛИЦА (продолжение)

Вид	Способ опыления (литературный источник)	Источник получения образца, происхождение	Вариабельность	
			коэффициент Жаккара	визуальная оценка
<i>V. hyrcanica</i> Fisch. et C. A. Mey.	СО (5)	к-35139, Армения к-35192, Туркмения к-35222, Армения	0.22 0.06 0.09	1 1 1
<i>V. balansae</i> Boiss.	—	к-36729, Грузия	0.67	3
<i>V. sativa</i> L.	СО (2, 6, 8)	к-25904, Швеция к-35203, Азербайджан к-35213, Грузия к-1058, Малая Азия Популяция Азербайджан* Популяция Нагорный Карабах*	0.41 0 0.35 0.62 0.63 0.51	2 1 2 3 3 3
		Сорт Белоцерковская 88, ГСИ	0	1
<i>V. sylvatica</i> L.	—	к-35602, Тюменская обл.	0.13	1
<i>V. unijuga</i> A. Br.	—	к-35231, Курильские о-ва	0.24	2
<i>V. varia</i> Host	П (5)	к-35500, Австралия к-35502, Австралия	0.79 0.79	3 3
<i>V. villosa</i> Roth	П (3, 4)	к-34835, Польша Сорт Степная, ГСИ	0.80 0.92	3 3

Примечание. Способ опыления: СО — самоопылитель, СС — самосовместимый вид, П — перекрестноопыляемый вид, СН — самонесовместимый вид. Литературный источник: 1 — Боднар, Лавриненко, 1977; 2 — Дорофеев и др., 1990; 3 — Киселсва, 1970; 4 — Жданович и др., 1987; 5 — Потокина, Александрова, 1996; 6 — Алтою, 1981; 7 — Hanelt, 1989; 8 — Jaranovski, Kalasa, 1971. Источник получения семян: к-... — Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР); БИН — Ботанический институт им. Комарова; ГСИ — Государственная инспекция по сортоиспытанию; INRA — Institut National de la Recherche Agronomique, France; * — дикорастущие популяции, собранные в природе Е. К. Потокиной в экспедиции ВИР в 1987 г.

глобулинами (до 80 % от всего белка). От вида к виду их соотношение может значительно колебаться. Например, у *Phaseolus vulgaris* преобладает вицилиноподобный фазеолин, у *Glycine max* — легуминоподобный глицинин, а у *Vicia sativa* вицилин и легумин содержатся приблизительно в равных пропорциях. Кроме запасных белков в водносолевых экстрактах семян бобовых находятся ферменты (альбумины). В системе Laemmli альбумины и глобулины диссоциированы до простых полипептидных цепей. Разделенные в электрическом поле белки представлены на электрофореграмме как набор окрашенных полос (спектр), распределенных в зависимости от молекулярной массы сверху вниз — от больших к меньшим. Полипептиды разных белков в спектрах могут группироваться или чередоваться внутри одной группы.

На рис. 1 приведены для примера спектры 3 видов вик (*Vicia sylvatica*, *V. unijuga*, *V. balansae*), различающихся по признаку полипептидной вариабельности семян. При визуальной оценке спектров мы использовали 3 градации в соответствии с числом вариабельных позиций спектров, выявляемых при анализе 5 семян: 1 балл — слабо вариабельные спектры (не более двух изменений в спектрах); 2 балла — вариабельные (вариантов спектров больше 2, но некоторые зоны остаются стабильными), 3 балла — сверхвариабельные (наблюдается вариабельность всех зон спектров).

Чтобы ввести количественный показатель в оценку вариабельности, спектры регистрировали с помощью «соевой шкалы». Полипептидный состав семян сои отличается крайней стабильностью. В качестве контроля использовали белковый

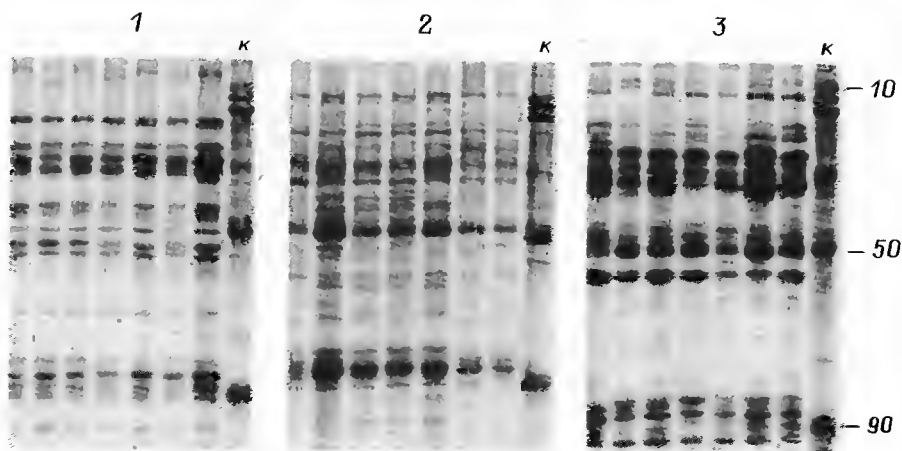


Рис. 1. Визуальная оценка полипептидной вариабельности семян на примере видов *Vicia*.

1 — *V. sylvatica* (1 балл), 2 — *V. unijuga* (2 балла), 3 — *V. balansae* (3 балла). к — контроль, экстракт семян сои; 10, 50, 90 — контрольные позиции «соевой шкалы».

спектр семян сои сорта Мечта. Позиции 3 равноотстоящих компонентов этого спектра приняты за 10, 50, 90. Полипептидные позиции исследуемых спектров определяли при их сопоставлении с соевыми позициями по специальной 100-мерной шкале. Подробное описание данного способа регистрации приведено в «Методических указаниях ВИР» (Идентификация..., 1990).

Спектры регистрировали без учета интенсивности компонентов. Для каждого первых 5 спектров образца определяли коэффициент вариабельности. Это отношение числа вариабельных позиций, выявленных в данной выборке, к их общему числу (аналогично коэффициенту сходства Жаккара). Чем выше вариабельность спектров, тем выше коэффициент.

Результаты и их обсуждение

В таблице представлены проанализированные нами 27 видов из 10 родов сем. *Fabaceae*. Их них, согласно литературным данным, 8 видов перекрестноопыляемые, 14 самоопыляющиеся; для 2 видов *Trifolium* и 3 видов *Vicia* сведения о характере опыления отсутствовали. Коэффициенты вариабельности принимали значения от 0 до 0.92. Причем для видов, определяемых в литературе как самонесовместимые или перекрестноопыляемые, они принимали значения от 0.57 (*Melilotus officinalis*) до 0.92 (*Vicia villosa*), а для самосовместимых видов — от 0 (у большинства видов) до 0.32 (*Lupinus luteus*).

Из приведенных выше данных видно, что для выраженных перекрестников коэффициент вариабельности белковых спектров не опускался ниже 0.57, а для самоопылителей не поднимался выше 0.32. Разброс значений коэффициента вариабельности в пределах вида составлял не более 0.3. Таким образом, изученные виды в соответствии с величиной коэффициента вариабельности разделились на 2 достаточно обособленные группы, которые к тому же различались и по способу опыления. Однако у отдельных видов коэффициенты вариабельности принимали промежуточные между характерными для перекрестников и самоопылителей значения. Так, у *Medicago sativa* они составляли 0.28, 0.42, 0.53, 0.54. В литературе наряду с определением *M. sativa* как перекрестноопыляемого и самонесовместимого вида есть сведения о самосовместимости некоторых его представителей (см. таблицу). Кроме того, в данном исследовании анализировались только сорта люцерны. Полиморфизм сортов, как правило, ниже полиморфизма природных популяций.

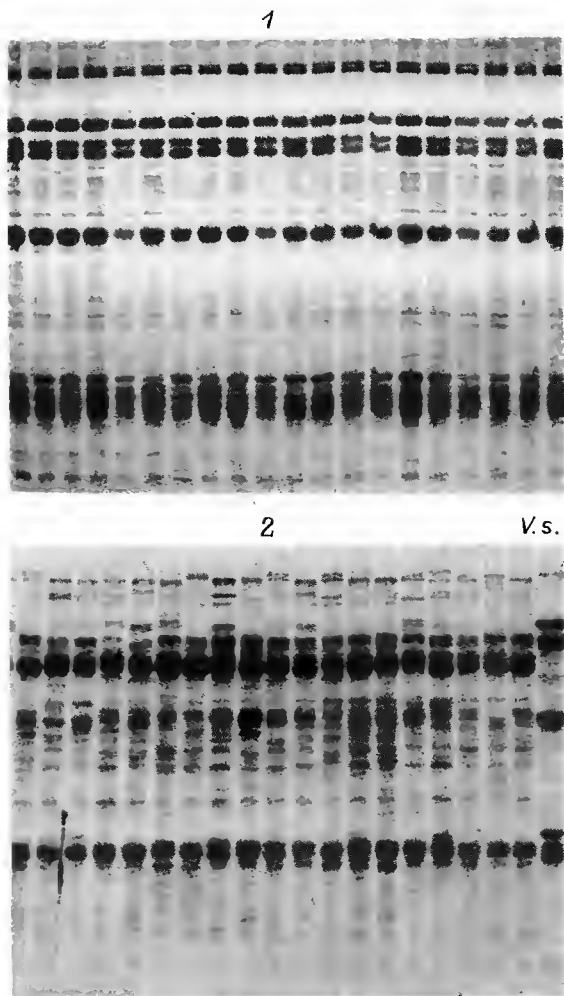


Рис. 2. Полипептидная варибельность сортов самоопыляющегося (1) и перекрестноопыляемого (2) видов *Vicia*.

1 — *V. sativa* (V. s.), сорт Белоцерковская 88; 2 — *V. villosa*, сорт Степная.

У облигатных перекрестников, какими, например, являются *Vicia villosa* или *Onobrychis viciifolia*, коэффициенты варибельности остаются высокими и в случае, когда анализируются сорта. Для облигатных самоопылителей, таких как виды рода *Glycine*, независимо от того, анализируются сорта или природные популяции, коэффициенты варибельности белковых спектров имеют низкие или нулевые значения. На рис. 2 на примере *Vicia sativa* и *V. villosa* показаны различия в характере белковой варибельности сортов самоопыляющихся и перекрестноопыляемых видов.

Наибольший размах варибельности внутри вида был отмечен у *V. sativa*: 0, 0.35, 0.41, 0.51, 0.62, 0.63. При этом варибельность 2 образцов соответствовала таковой у самоопылителей (0, 0.35), 2 других — у перекрестноопыляемых растений (0.62, 0.63) и еще 2 имели промежуточное значение (0.41, 0.51). Заметим, что в случае *V. sativa* исследовались в основном природные популяции и, как следует из таблицы, у этого вида наряду с самоопылением имеет место определенный процент перекрестного опыления. Этим подтверждается его вывод о том, что можно говорить о преобладающем типе размножения внутри популяций, сорта, вида, так как

в любой естественной группе растений встречаются особи, способные как к авто-, так и к аллогамии (Полиморфизм..., 1981). В условиях меняющейся среды соотношение особей, способных к тому или иному способу опыления, может изменяться, но под действием генетических механизмов оно восстанавливается.

Таким образом, приведенные данные с очевидностью свидетельствуют о том, что способ опыления влияет на уровень изменчивости полипептидного спектра водно-соле-растворимого экстракта семян бобовых. В случае самонесовместимых видов и строгих самоопылителей коэффициенты белковой варибельности превышают значение 0.70 или соответственно не превышают 0.30. Коэффициенты в интервале 0.40—0.60 свидетельствуют о разнохарактерном способе опыления данного объекта или особенностях его происхождения.

При увеличении выборки до 10 семян абсолютные значения коэффициентов несколько изменяются, однако это не вносит сколько-нибудь существенных изменений в оценку варибельности. Более того, для предварительного определения способа опыления вида возможна визуальная оценка полипептидной изменчивости нескольких семян. Результаты такой оценки по 3-балльной шкале приведены в таблице. Для самоопыляющихся растений характерны оценки 1 и 2, для перекрестноопыляемых — 3. Полипептидные спектры типичных самоопыляющихся и перекрестноопыляемых видов бобовых показаны на таблице-вклейке.

Установленное нами для видов бобовых соответствие между уровнем полипептидной варибельности запасных белков семян и характером опыления, по-видимому, носит более общий характер. Так, для злаков генотипы сортов автогамных видов идентифицируются по компонентному составу 1—2 или нескольких очень близких друг другу типов спектра запасного белка глиадина. Критерием же сорта-перекрестника является совокупность большого числа различающихся по компонентному составу типов спектра (Конарев, 1985). При изучении изоферментов прослеживается тесная связь между способом размножения и характером внутривидовой аллозимной изменчивости (Яска, 1985).

Приведенный нами способ анализа полипептидной варибельности достаточно прост в исполнении. Он не требует применения сложных методик фракционирования, дефицитных реактивов или временных затрат на исследование нескольких белковых систем, как при ферментном анализе. Он требует только постановки элементарного электрофореза. В то же время он позволяет дать весьма существенную характеристику неизвестной популяции, вида, сорта, любого образца из сем. *Fabaceae* по признаку белковой варибельности, отражающей способ опыления исследуемой группы растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боднар Г. В., Лавриненко Г. Т. Зернобобовые культуры. М., 1977. 255 с.
- Гаврилюк И. П., Егги Э. Э. Глобулины как маркеры в решении проблем филогении, отдаленной гибридизации и сортовой идентификации бобовых // Теоретические основы селекции. М., 1993. Т. 1. С. 232—287.
- Дорофеев В. Ф., Лаптев Ю. П., Чекалин Р. М. Цветение, опыление, гибридизация растений. М., 1990. 144 с.
- Жданович В. П., Курочкин А. М., Черненко Р. А. Цветение и плодообразование вики мохнатой // Ботаника. Минск, 1987. Вып. 27. С. 119—127.
- Идентификация сортов гороха методом электрофореза запасных белков семян: Методические указания. ВИР. Л., 1990. 12 с.
- Киселева С. Д. Оплодотворение, развитие семени и плода у вики мохнатой // Тр. ЛСХИ. 1970. Т. 326. С. 63—69.
- Конарев В. Г. Белки растений как генетические маркеры // Молекулярные механизмы генетических процессов. М., 1985. С. 239—251.
- Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости. Минск, 1981. 245 с.
- Потокина Е. К., Александрова Т. Г. Особенности опыления однолетних видов *Vicia* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 74—79.
- Яска В. Э. Изоферменты как молекулярно-генетические маркеры в селекции растений // Молекулярные механизмы генетических процессов. М., 1985. С. 251—266.

Arroyo K. Breeding systems and pollination biology in *Leguminosae* // *Advances in legume systematics*. Kew, 1981. Pt 2. P. 723—769.

Brunsborg K. Biosystematics of the *Lathyrus pratensis* complex // *Opera Bot.* 1977. Vol. 42. P. 1—18.

Hanelt P. Biosystematics of the genus *Vicia* L. (*Leguminosae*) // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1989. Vol. 20. P. 199—223.

Jaranowski J., Kalasa M. Comparative analysis of fertility in several *Trifolium*, *Melilotus*, *Medicago* and *Trigonella* species and forms on a di- and tetraploid level // *Genet. Polonica*. 1971. Vol. 12, N 1—2. P. 1—17.

Ladizinsky G., Adler A. Genetic relationships among the annual species of *Cicer* L. // *Theor. Appl. Genet.* 1976. Vol. 48. P. 197—203.

Laemmli U. K. Cleavage of structure proteins during assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature*. 1970. Vol. 22. P. 680—685.

Всероссийский

научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 1 II 1996

SUMMARY

SDS-polyacrylamide gel electrophoresis of storage seed proteins have been used to determine the breeding systems of legume species. The essential difference between auto- and allogamic species in protein variability allows to forecast the pollination manner of plants. The protein variability indices expressed as the ratio of variable polypeptids number and total number of polypeptids observed were established for electrophoregrammes of 27 legume species. Results were compared with the available information about the type of pollination mechanism in legumes.

УДК 581.442 : 582.594.2

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© И. В. Блинова

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА НЕКОТОРЫХ КОРНЕКЛУБНЕВЫХ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*)

I. V. BLINOVA. PATTERNS OF MORPHOGENESIS IN SOME ROOT-TUBER ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*)

Рассмотрены особенности развития годичных побегов у 3 видов корнеклубневых орхидных. Подробно описан внутривеушечный период их формирования.

Существует лишь несколько отечественных исследований по морфогенезу вегетативных органов орхидных (Дударь, 1967; Польшинцева, Утемова, 1982; Тихонова, 1983; Похилько, 1993). Зарубежные авторы (Ziegenspeck, 1936; Wells, 1981; Prochazka, Velisek, 1983) частично рассматривают внепочечное развитие побегов при описании ритмов сезонного развития этих растений. Между тем изучение морфогенеза отдельных органов в их взаимосвязи приводит к выявлению закономерностей становления жизненной формы (Серебрякова, 1971), а именно анализ формирования жизненных форм в сем. *Orchidaceae* весьма актуален. Это связано с габитуальным многообразием орхидных, благодаря которому они освоили большой спектр экологических ниш в различных географических зонах.

Цель данной работы — изучение морфогенеза корнеклубневых орхидных от заложения конуса нарастания монокарпических побегов до отмирания побеговой и корневой систем.

Вид	Фаза				
	Начало вегетации	Бутонизация		Цветение	Плодоно- шение
		1-й период	2-й период		
<i>Coeloglossum viride</i>	5 VI—15 VI	15 VI—20 VI	20 VI—25 VI	25 VI—25 VII	25 VII— 25 VIII
<i>Dactylorhiza maculata</i>	10 VI—20 VI	15 VI—25 VI	20 VI—25 VI	25 VI—30 VII	I VIII— 30 VIII
<i>Gymnadenia conopsea</i>	10 VI—30 VI	20 V—5 VII	5 VII—15 VII	15 VII— 15 VIII	15 VIII—10 IX

Материал и методика

Исследования проводили в 1992 и 1993 гг. в центральной части Мурманской обл. Изучали 3 вида сем. *Orchidaceae*: *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. Этот выбор обусловлен следующим: 1) данные виды имеют корнеклубневую жизненную форму, характерную для многих орхидных северных широт; 2) *Dactylorhiza maculata*, *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea* часто встречаются на территории Мурманской обл., что позволяет использовать их в качестве модельных.

Взрослые генеративные растения названных видов выкапывали в течение вегетационного сезона в разные фенологические фазы (прохождение фаз разными видами показано в таблице). При разборе растительного материала определяли тип побега (вегетативный или генеративный), длину метамеров побега (длинные или короткие), фазу развития соцветия (бутоны скрыты под брактями или бутоны заметны из-под брактей), фазу развития корней (растущие или закончившие рост), сформированность почек возобновления.

Результаты

Внутрипочечное развитие

1-й год (рис. 1).

Фаза цветения. Закладывается почка¹ и формируется конус нарастания побега.

Фаза плодоношения. Формируется конус нарастания с листовым примордием.

2-й год (рис. 1).

Начало вегетации. Образуются 2 листовых примордия.

1-й период бутонизации. Образуются 2—3 листовых примордия (рис. 1).

2-й период бутонизации. Образуются 3—4 листовых примордия (рис. 1).

Фаза цветения. Образованы 4—5 листовых примордиев; начало роста клубня² (до 1/10 высоты почки) (рис. 1).

Фаза плодоношения. Сформированы 5—6 листовых примордиев; клубень 1/2—1/3 высоты почки; почка с клубнем закрыты предлистом (рис. 1, 2).

¹ Мы описываем внутрипочечный морфогенез зачатка побега в верхней по положению почке базальной зоны монокарпического побега, так как развитие побега следующего порядка осуществляется из нее. Другие почки зоны укороченных междоузлий часто остаются спящими.

² Здесь и далее по тексту имеется в виду корневой клубень.

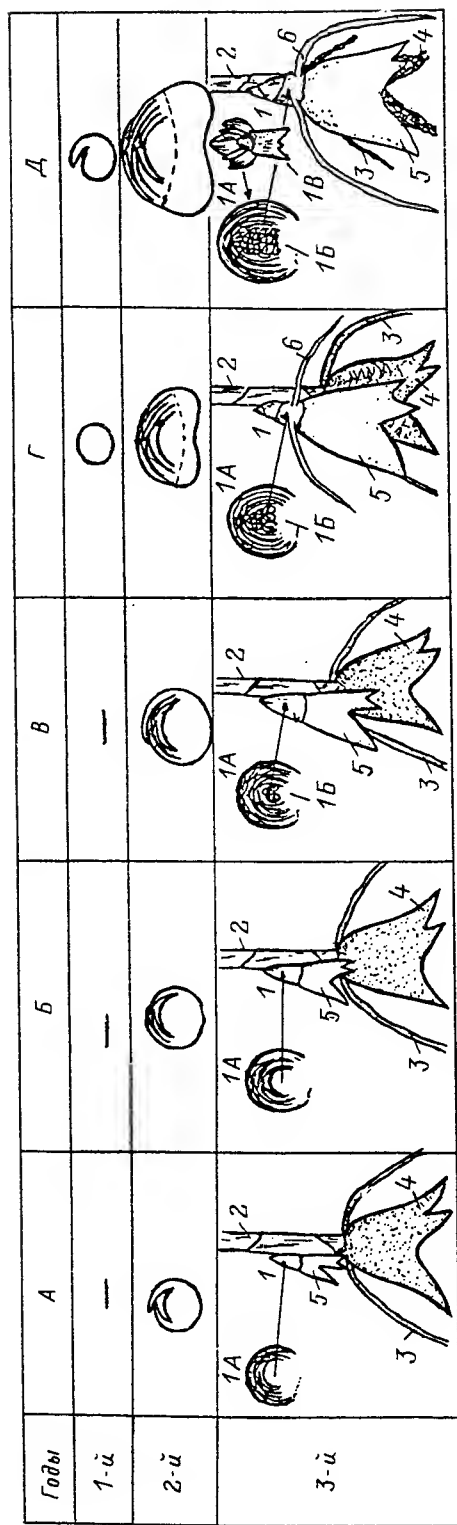


Рис. 1. Схема внутрипочечного развития монокарпических побегов корнесклубневых орхидей.

Фенофазы: А — начало вегетации; Б, В — бутонизация (Б — 1-й период, В — 2-й период); Г — цветение; Д — плодоношение. Годы 1, 2, 3-й — годы развития. 1 — почка возобновления, 1А — разрез почки возобновления, 1Б — зачатки гериатической сферы, 1В — части цветка, 2 — годичный побег, 3 — утолщенные придаточные корни этого годичного побега, 4 — корнесклубень этого годичного побега, 5 — молодой корнесклубень побега следующего года, 6 — утолщенные придаточные корни побега следующего года.

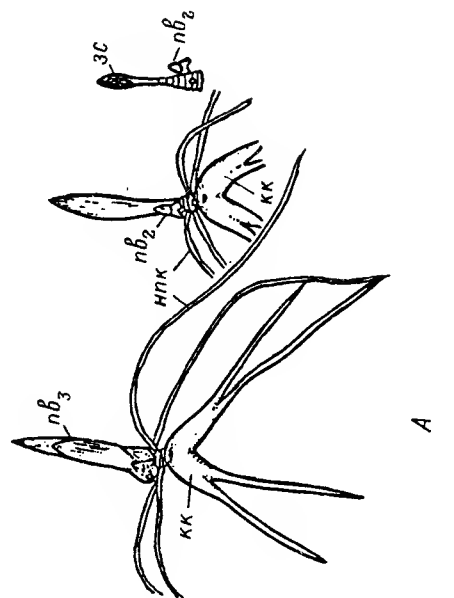


Рис. 2. Морфогенез *Dactylorhiza maculata* в период плодоношения. А — строение почки возобновления 3-го года развития (последовательно снимаются листовые зачатки), Б — строение почки возобновления 2-го года развития. кк — корнесклубень, нпк — утолщенные придаточные корни, пв₁ — почка возобновления 1-го года развития, пв₂ — почка возобновления 2-го года развития, пв₃ — почка возобновления 3-го года развития, зс — зачаток соцветия.

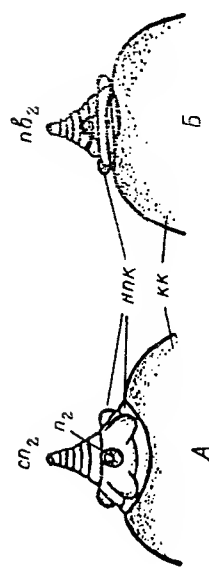


Рис. 3. Морфогенез *Dactylorhiza tasuilata* в период начала вегетации. Строение почки возобновления (листья удалены).

А — вид со стороны спящей почки ($сп_2$), Б — вид со стороны почки возобновления ($пв_2$), $п_2$ — почки 2-го года развития. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

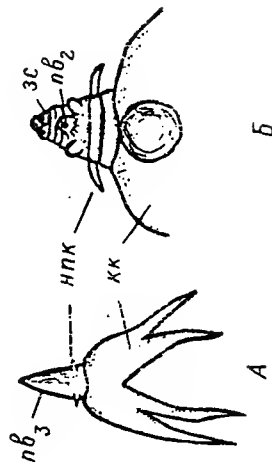


Рис. 4. Морфогенез *Dactylorhiza tasuilata* в период бутонизации.

А — внешний вид почки возобновления 3-го года развития; Б — строение почки возобновления (листья удалены). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

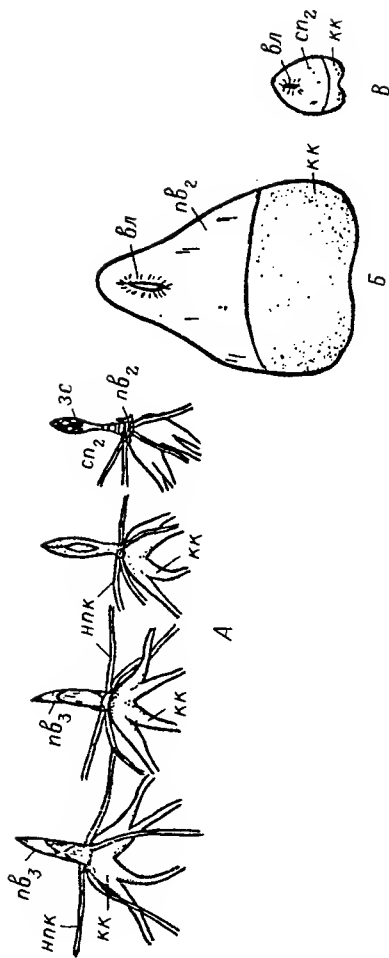


Рис. 5. Морфогенез *Dactylorhiza tasuilata* в период цветения.

А — строение почки возобновления 3-го года развития (последовательно удалены листовые зачатки); Б, В — зачатые почки базальной зоны зачаточного побега. $вл$ — влагалищный лист. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

3-й год (рис. 1).

Начало вегетации. Почка возобновления с клубнем, составляющим $1/3—1$ высоты почки, прорывает влагалищный лист материнского побега. Размер клубня в 10 раз меньше клубня материнского растения. В почке сформировано 5 метамеров. Начинается рост неутолщенных придаточных корней зачаточного побега (рис. 3).

1-й период бутонизации. Интенсивно растет корнеклубень, превышающий в 2 раза высоту почки возобновления (рис. 4). Размеры молодого клубня в 2—4 раза меньше материнского клубня. В почке сформирована вегетативная сфера.

2-й период бутонизации. Корнеклубень зачатка побега в почке возобновления по размерам равен корнеклубню материнского побега, но проксимальные части не вытянуты в шнуровидные окончания. В почке сформирована вся вегетативная сфера, начинает закладываться генеративная (1—3 зачатка).

Фаза цветения. Корнеклубень зачатка побега в почке возобновления достигает таких же размеров, как и материнский корнеклубень. Последовательно, по 2, растут придаточные корни 2-го и 3-го междоузлий. Продолжают закладываться зачатки генеративной сферы. Начало фазы развертывания низовых листьев (рис. 5).

Фаза плодоношения. Корневая система и корнеклубень достигают окончательных размеров; продолжают развертываться низовые листья (рис. 2); высота почки достигает 2 см; в соцветии сформированы члены цветка.

Внепочечное развитие

4-й год

Начало вегетации. Метамеры побега укорочены; соцветие с плотно сомкнутыми брактееми; корни завершили свой рост; клубневидные части корней — плотные, упругие.

1-й период бутонизации. Вытягиваются междоузлия побега под соцветием; остальные метамеры закончили свой рост. Брактеи неплотно сомкнуты в соцветии, часть цветков скрыта под ними, часть — в неокрашенных бутонах. Корневая система полностью сформирована.

2-й период бутонизации. Междоузлия побега закончили интеркалярный рост, побег достиг окончательной длины. Соцветие состоит из нераскрывшихся, неокрашенных бутонов. Корнеклубень начинает сморщиваться.

Фаза цветения. Удлиненный побег достиг окончательной длины. Все цветки (или большая их часть) в соцветии открыты. Корнеклубень сильно сморщен в базальной части.

Фаза плодоношения. В коробочках-плодах образуются семена. Корневая система отмирает. Сохраняются остатки полусгнивших корнеклубня и придаточных корней. В конце фазы засыхает и отмирает годичный побег.

Поскольку монокарпический побег у корнеклубневых орхидных проходит цикл своего развития в течение вегетационного периода, то в каждую фенологическую фазу он может быть специально охарактеризован. Так, в начальную фазу вегетации годичный побег розеточный, цветки в соцветии плотно прикрыты брактееми. Фаза бутонизации может быть разделена на 2 этапа: 1) удлиненный побег, метамеры которого еще способны к растяжению, брактее в соцветии отогнуты и видны неокрашенные бутоны; 2) удлиненный побег, метамеры которого закончили свой рост, бутоны в соцветии окрашены. В фазу цветения наиболее характерным признаком является наличие открывшихся цветков, в фазу плодоношения — плодов у годичного побега (рис. 6—8). Период внутрипочечного развития побега может быть



Рис. 6. Морфогенез монокарпических побегов *Coeloglossum viride*.

Развитие годичного побега в определенные фенологические фазы: 1 — начало вегетации, 2 — 1-й период бутонизации, 3 — 2-й период бутонизации, 4 — цветение, 5 — плодоношение, 6 — конец вегетации. Масштабная линейка: 2,5 см.

разделен на 2 отрезка: закрытой почки (1-й, 2-й и часть 3-го года, совпадающая с фазами начала вегетации и бутонизации годичного побега) и растущей почки (часть 3-го года развития, совпадающая с фазами цветения и плодоношения годичного побега).

Обсуждение результатов

У исследуемых видов *Dactylorhiza maculata*, *Coeloglossum viride* и *Gymnadenia conopsea* продолжительность морфогенеза монокарпического побега больше на 1 год, чем у других корнеклубневых орхидных — *Orchis tridentata* Soop. (Дударь, 1967) и *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Тихонова, 1972, 1983). Описанный Ю. А. Дударем (1967) цикл развития побегов *Orchis tridentata*, изученного на Северном Кавказе, отличается от рассмотренного нами у *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea* и *Dactylorhiza maculata* по ритму развития, связанному с иными погодными условиями Северного Кавказа и, следовательно, иным прохождением фенологических фаз. Так, если в наших условиях у исследованных видов активизация морфогенеза происходит в фазы цветения и начала плодоношения, то у *Orchis tridentata* процессы внутри- и внепочечного формирования побега осуществляются в разные отрезки времени: развитие годичного побега происходит в период с мая по июнь, а морфогенез внутрипочечных структур протекает с июня по август.

В отличие от данных М. Н. Тихоновой (1983), по нашим наблюдениям, молодой клубень формируется у зачатка побега в почке 2-го года развития, расположенной в базальной зоне почки возобновления 3-го года развития. Причем почка 2-го года развития располагается не на гипоподии, а на 3-м метамере. Начало роста нового молодого клубня начинается в почке возобновления побега будущего года не в сентябре, а уже в период цветения, т. е. в конце июля—начале августа.



Рис. 7. Морфогенез монокарпических побегов *Dactylorhiza maculata*.

Обозначения те же, что и на рис. 6. Масштабная линейка — 2.5 см.

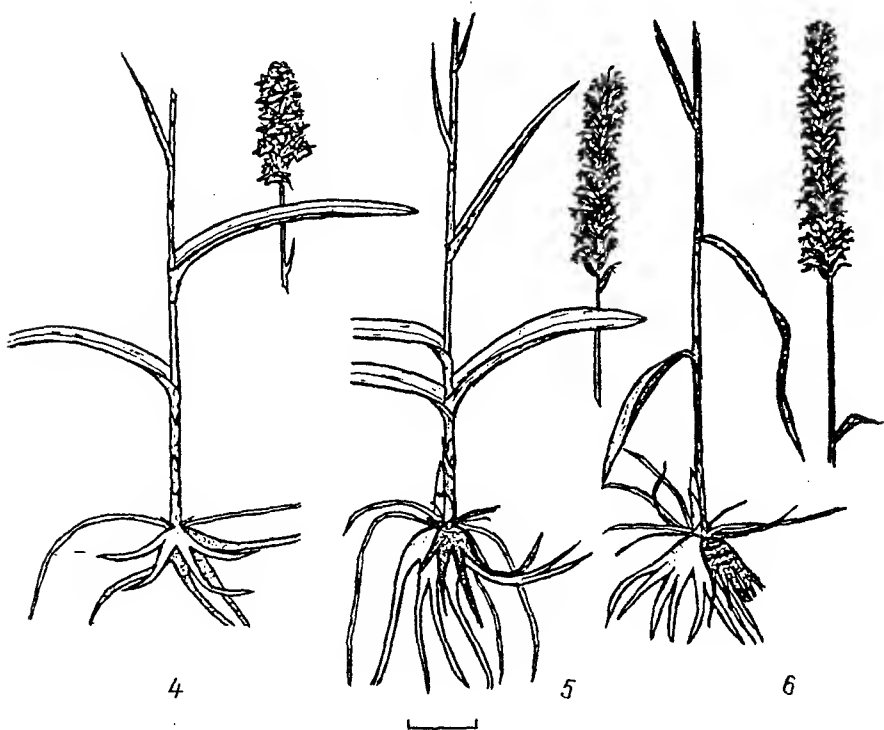
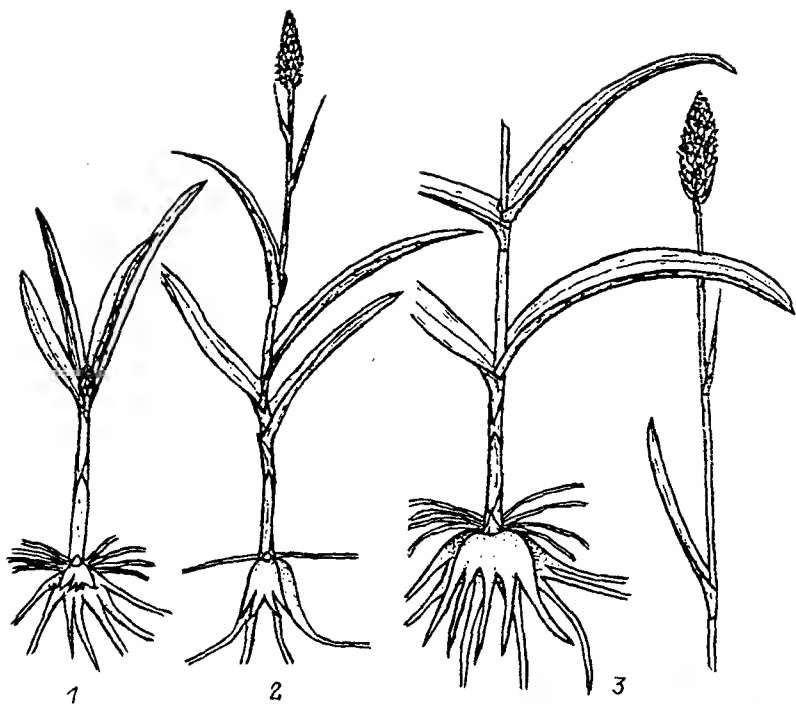


Рис. 8. Морфогенез монокарпических побегов *Gymnadenia conopsea*.

Обозначения те же, что и на рис. 6. Масштабная линейка — 2.5 см.

Наши данные в целом совпадают с приведенными Н. Л. Полынцевой и Л. Д. Утемовой (1982) для корневищных видов орхидных. Однако в Мурманской обл. почки закладываются в конце вегетационного сезона, в период конца плодоношения, а не в начале вегетации, и тогда внутрипочечное развитие побегов длится 3, а не 2 года.

Относительно внутри- и внепочечного развития корнеклубневых орхидных наши результаты согласуются с результатами А. А. Похилько (1993) для корневищного вида *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. Внутрипочечное развитие побегов этого вида проходит в течение 3 лет, и вегетативный сезон 4-го года характеризуется видимым ростом вегетативной части побега в течение 1 мес., а затем — генеративной части в течение 2—2.5 мес. и дальнейшего отмирания после созревания семян.

Выводы

Таким образом, морфогенез корнеклубневых орхидных *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride* в Мурманской обл. характеризуется следующими чертами.

1. Жизненный цикл монокарпического побега у корнеклубневых орхидных протекает 4 года: 3 года длится внутрипочечное развитие и 1 год — внепочечное.

2. Алекс будущего побега закладывается в период конца цветения побега этого года в базальной зоне почки возобновления 2-го года развития.

3. В период цветения, который длится у изучаемых видов около месяца, закладываются зачатки генеративной сферы побега следующего года в почке возобновления 3-го года развития и начинает формироваться корнеклубень в почке возобновления 2-го года развития.

4. В период плодоношения формируются части цветка в почке возобновления 3-го года развития. Корневая система побега этого года отмирает. Почти полностью завершает свой рост корневая система побега, сформированного в почке возобновления 3-го года развития.

Указанные особенности развития имеют большое значение для произрастания корнеклубневых видов орхидных в условиях Крайнего Севера при достаточно коротком и холодном вегетационном периоде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дударь Ю. А. Морфогенез *Orchis tridentata* Scop. в условиях культуры // Бюл. ГБС. 1967. Вып. 64. С. 55—58.

Полынцева Н. Л., Утемова Л. Д. Биологические особенности видов рода Венерин башмачок в условиях Хакасской автономной области // Исчезающие и редкие растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул, 1982. С. 78—81.

Похилько А. А. Семейство *Orchidaceae* — орхидные // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1993. С. 35—47.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

Тихонова М. Н. Строение и формирование побегов некоторых представителей семейства орхидных — *Orchidaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 19 с.

Тихонова М. Н. К вопросу о природе подземных органов некоторых представителей трибы *Orchideae* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 648—652.

Prochazka F., Velisek V. Orchideji nasi prirodi. Praha, 1983. 284 s.

Wells T. C. E. Population ecology of terrestrial orchids // The biological aspects of rare plant conservation / Ed. by H. Synge. The Hague, 1981. P. 281—295.

Ziegenpeck H. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen der Mitteleuropas. *Orchidaceae*. Stuttgart, 1936. Bd 1. Abt. 4. S. 2—550.

The pattern of morphogenesis of root-tuber orchids *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride* was studied in the Murmansk region. A growth cycle of monocarpic shoots and their derivatives is followed from the initiation of shoot apices till the necrosis of shoot and root systems. The root-tuber orchids are perennial polycarpic plants. The life cycle of these orchids includes the replacement of annual shoots which are monocarpic ones, at the generative stage. Individuals of this orchids groups consist of only a shoot which dies off at the end of growth period completely together with underground parts. It means that the bud structures develop the macroorgans, go to flowering, produce seeds and die off during one growth period. Thus, the visual growth in these orchids lasts only one year; the growth within the bud continues for three years. The apex of the new shoot is formed at the basal part of the two-years-old bud at the end of the flowering period.

УДК 581.9 (470.65)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© А. М. Амирханов, К. П. Глазунова, А. Л. Комжа

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ И ЭКОЛОГИИ ВИДОВ *ALCHEMILLA* (ROSACEAE) НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

A. M. AMIRKHANOV, C. P. GLAZUNOVA, A. L. KOMZHA. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE *ALCHEMILLA* SPECIES (ROSACEAE) IN THE CENTRAL CAUCASUS

Изложены результаты обработки гербария видов *Alchemilla*, собранного в горной части бассейнов рек Ардон, Фиагдон, Гизельдон и Урух (Центральный Кавказ, Северная Осетия). Ряд сборов сделан в труднодоступных высокогорных районах, ранее не посещавшихся ботаниками. Внесены коррективы в существующие представления о верхнем пределе распространения некоторых видов *Alchemilla*. Впервые для Большого Кавказа приводится *A. epipsila*.

Опубликованные сведения о распространении и экологических особенностях видов рода *Alchemilla* L., встречающихся на Северном Кавказе, весьма неполны. Это связано как со специфическими трудностями точного определения микровидов *Alchemilla*, особенно относящихся к агамно-половому комплексу группы *A. vulgaris* L. s. l., так и с неполнотой сбора видов этого рода в высокогорных районах. Вследствие этого представляют интерес конкретные данные о местонахождениях видов манжеток на Центральном Кавказе.

В предлагаемой статье приведены наиболее интересные данные, полученные в результате определения гербарного материала, собранного в 1973—1982 гг. сотрудниками Северо-Осетинского государственного заповедника (СОГЗ) (в том числе авторами данной статьи), а также студентами и аспирантами ботанических кафедр Московского государственного и Северо-Осетинского государственного университетов.

Основным районом проведения работ была территория СОГЗ с сопредельной частью бассейнов рек Ардон (Алагирское, Архонское, Закинское, Мамисонское, Цейское ущелья) и Фиагдон (Куртатинское ущелье). Некоторые находки были сделаны также в бассейнах Уруха (Дигорское ущелье) и Гизельдона (Геналдонское ущелье). Сбор материалов проводился на северном макросклоне Центрального Кавказа в высотном диапазоне 650—3800 м над ур. м. от Лесистого до Главного (Водораздельного) хребта.

Современная обработка (Fröhner, 1995), содержащая новейшую номенклатуру и систему рода, не включает в себя виды Кавказа, поэтому принятые нами таксономия и номенклатура видов соответствуют обработке С. В. Юзепчука (1941). В спорных случаях для идентификации образцов привлекался гербарный материал, обработанный Р. Бузером и С. В. Юзепчуком (LE, MW).

Alchemilla caucasica Bus. Встречается в альпийском и субальпийском поясах, изредка (снос из вышележащих поясов) в лесном. Отмечен в СОГЗ (Амирханов, 1978; Амирханов и др., 1986). Многочисленные находки вида сделаны в высотном диапазоне (2000) 2400—3200 м над ур. м. Приурочен преимущественно к скально-осыпным, щебнистым и луговым местообитаниям.

Эколого-фитоценотический диапазон *A. caucasica* охватывает низкоосоково-разнотравные остепненные луга (с *Carex humilis*); пестроовсянничники кобрезиевые (альпийские), а также манжетковые, низкоосоковые и печальноосоковые (субальпийские); овчьеовсянничники разнотравно-лишайниковые альпийские; белоусники сиббальдиевые (альпийские), оксиплосихрофильные и разнотравные (субальпийские); пестроострово-разнотравные и пестроострово-пестроовсянничниковые луга; полевисево-разнотравные субальпийские луга; разнотравные полидоминантные, минуаршиевые и сиббальдиевые альпийские ковры; кобрезиевики разнотравные и осоково-разнотравные; печальноосочники овчьеовсянничниковые разнотравные, кобрезиевые и лишайниковые; арчевники пестроовсянничниковые (из *Juniperus sabina*); альпийские водяниково-бруснично-зеленомошные сообщества; альпийские кустарничково-травяные сообщества с преобладанием *Dryas caucasica*; рододендронники мохово-лишайниковые (из *Rhododendron caucasicum*); сообщества скальных трещин, углублений, уступов, карнизов, ниш, относительно неподвижных (крупноглыбовых и мелкощебнистых) осыпей; сосняки низкоосоковые.

Наибольшее проективное покрытие *A. caucasica* отмечено в пестроовсянничниках манжетковых (10—40 %), печальноосоково-разнотравных лугах (10 %) и сиббальдиевых коврах (10 %). В сосняках низкоосоковых проективное покрытие *A. caucasica* менее 5 %, тогда как под воздействием пожаров и пастбы (в производных сосняках-осочниках) оно возрастает соответственно до 10 и 10—20 %.

A. dura Bus. Приурочен в основном к скально-осыпным и щебнистым местообитаниям, встречается также в составе луговых ценозов: скальные уступы, карнизы, ниши, мелкощебнистые участки осыпей, крупноглыбовые относительно неподвижные осыпи, залуженные старые морены, лавинные лотки, разнотравные полидоминантные альпийские ковры, альпийские разнотравно-лишайниковые овчьеовсянничники. Приводится для СОГЗ (Амирханов, 1978; Амирханов и др., 1986). Отмечен от верхней части лесного пояса до альпийского, 1700—3000 м над ур. м. Находки вида на высотах до 3000 м подтвердили ранее указанный (Галушко, 1980) верхний предел его распространения на Большом Кавказе.

Мамисонское ущелье (далее — ущ.), лес напротив с. Тиб, 1850 м над ур. м., 5 IX 1974, Р. Тавасиев.

Цейское ущ., южный склон Цейского хр.: ниже кордона Цейского лесничества, около 1750 м над ур. м., 22 V 1977, Р. Тавасиев; там же, у осыпи на склоне, к западу от с. Верх. Цей, южн. экспозиция (эксп.), выше 1700 м над ур. м., 22 V 1977, А. Амирханов; там же, на осыпи по мелкощебнистым местам, 22 V 1977, он же; урочище (далее — ур.) Реком, смешанный лес, южн. эксп., 1800 м над ур. м., 7 VI 1980, И. Шевченко, Ж. Жукаева.

Цейское ущ., северный склон Кальперского хр.: пл.¹ № 6, березовое криволесье, сев. эксп., 2300 м над ур. м., 19 VII 1977, Р. Тавасиев; лавинный лоток над турбазой «Цей», сев. эксп., 2200 м над ур. м., 20 VIII 1977, он же; заросшая стадильная морена Сказского ледника, луг, около 2400 м над ур. м., 20 VIII 1977, К. Попов; и др.

A. elisabethae Juz. Преимущественно луговой вид, встречающийся также на щебнистых субстратах различных стадий задернения. Указан для альпийского, реже — субальпийского поясов (Галушко, 1980).

Представляет интерес находка вида в специфическом местообитании на тонком слое поверхностной морены, лежащей на «мертвом» льде — языке пульсирующего ледника Колка, оторвавшемся от области питания: верховья Геналдонского ущ., около 2200 м над ур. м., 9 VI 1982, А. Комжа, К. Попов.

A. epipsila Juz. Первое указание вида для Большого Кавказа. Ранее приводился лишь для Закавказья (Юзепчук, 1941; Гроссгейм, 1949, 1952).

¹ Пл. — постоянная пробная площадь геоботанического профиля.

Найден в верхней части лесного пояса в СОГЗ: Цейское ущ., сероольшаник на берегу ручья, недалеко от развалин альплагеря «Медик», — южн. эксп., 1880 м над ур. м., 2 VIII 1975, А. Амирханов.

A. oxyssepala Juz. Встречается в верхней части лесного и субальпийском поясах (1700—2600 м над ур. м.): луга, кустарники, опушки, светлые леса, осыпи. Перечислим некоторые находки, сделанные в СОГЗ в области распространения березовых криволиней (из *Betula litwinowii*), в основных и смешанных лесах (с *Pinus kochiana*).

Цейское ущ.: у слияния рек Цейдон и Сказдон, 1850 м над ур. м., 3 VIII 1975, А. Амирханов; осыпь над дорогой между кордоном Цейского лесничества и с. Верх. Цей, южн. эксп., свыше 1700 м над ур. м., 1976 г., он же; сев. склон Кальперского хр., ур. Шигд, около водопада, 2000 м над ур. м., 23 VII 1977, Р. Тавасиев; ур. Реком, 1800 м над ур. м., 7 VI 1980, И. Шевченко, Ж. Жукаева.

A. oxyssepala f. *hirsutifolia* Bus.: Цейское ущ., сев. склон Кальперского хр., напротив кордона Цейского лесничества, изредка в лесном высокотравье, свыше 2000 м над ур. м., 25 VI 1975, А. Амирханов.

Эколого-фитоценотический диапазон *A. oxyssepala* довольно широк, он включает березняки черничные, рододендроновые (с *Rhododendron caucasicum*) и злаково-разнотравные; сосняки зеленомошные, злаково-разнотравные и неморальные (сложные); кленовики (из *Acer trautvetteri*) высокотравные; сероольшаники злаково-разнотравные; лишайники злаково-разнотравные и папоротниковые; пестроострово-разнотравные луга; пестроовсянничники манжетковые субальпийские; полидоминантные разнотравные субальпийские луга; лесное высокотравье (полидоминантное высокотравье верхней границы леса и лавинных лотков, высокотравье лесных полей и вырубков); блисмусово-разнотравные болотистые луга; крупнотравяные тростниковые заболоченные луга (из *Phragmites communis*); прирусловые болотистые луга (разнотравные с *Callia polypetala* и полидоминантные разнотравные); дерновино-осоковые заболоченные луга из *Carex cespitosa*; рододендронники кустарничково-разнотравные (из *Rhododendron caucasicum*); сообщества относительно неподвижных крупнотравяных осыпей.

Наибольшее проективное покрытие *A. oxyssepala* отмечено в сероольшаниках злаково-разнотравных (до 40 %), пестроовсянничниках манжетковых субальпийских (10—40 %) и на прирусловых полидоминантных разнотравных болотистых лугах (20—40 %).

A. retinervis Bus. Приручен главным образом к скально-осыпным и щебнистым местообитаниям. Встречается также на различных субстратах начальных стадий задернения. Отмечен в СОГЗ (Амирханов, 1978; Амирханов и др., 1986). Произрастает в верхней части лесного и субальпийском поясах, обычен в альпийском и субнивальном (1800—3700 м над ур. м.): скальные уступы, полки, карнизы, углубления, ниши, трещины; разнотравные полидоминантные субальпийские, манжетковые и минуарциевые ковры; слабозадерненные морены; щебнистые россыпи; относительно неподвижные мелкощебнистые осыпи. Находки, сделанные на высотах до 3700 м над ур. м., позволили внести коррективы в существовавшие представления о верхнем пределе распространения вида на Большом Кавказе, который оценивался А. И. Галушко (1980) в 3300 м.

Цейское ущ.: тропа к Цейскому леднику, осыпь у ручья на морене, зарастающей сосной и березой, южн. эксп., 2000 м над ур. м., 17 VI 1975, А. Амирханов; левая морена Цейского ледника, 5 VI 1977, Р. Тавасиев; сев. склон Кальперского хр., ур. Шигд, на скалах около водопада, 2000 м над ур. м., 23 VIII 1977, он же; верховья ущелья, юго-восточный контрфорс пика Ониани, скальные полки, трещины, ниши, карнизы близ снежника, южн. эксп., 3700 м над ур. м., 15 VIII 1981, В. Щербаков, Н. Филонов; там же, 3650 м над ур. м., 14 VIII 1981, они же; и др.

Водораздел рек Ардон и Фиагдон, гребень контрфорса к югу от перевала Кора, окрестности телеретранслятора, щебнистый участок, около 2700 м над ур. м., 22 IX 1978, А. Комжа.

A. rigida Bus. Найден на скалах в субальпийском поясе: Мамисонское ущ., скалы над с. Лисри, южн. эксп., около 2300 м над ур. м., VII—VIII 1977, А. Амирханов; Дигорское ущ., 1973 г., Р. Тавасиев. Приводится также для альпийского пояса (Галушко, 1980).

A. sericata Reichenb. ex Bus. Приурочен преимущественно к скально-осыпным, щебнистым и луговым местообитаниям. Отмечен в СОГЗ (Амирханов, 1978; Амирханов и др., 1986). Широко распространен в высокогорьях. Встречается от средней части лесного пояса до субнивного, (650) 1000—3500 м над ур. м.

Эколого-фитоценотический диапазон вида довольно широк, он включает кустово-разнотравные степенные луга (с *Bromopsis riparia*); низкоосоково-разнотравные степенные высокогорные и среднегорные луга (с *Carex humilis*); пестроовсянничники субальпийские (высокозлаково-разнотравные, широколистно-разнотравные, манжетковые, низкоосоковые); белоусники альпийские сиббальдиевые и субальпийские (оксипсихрофильные и разнотравные); овечьевоснянничники разнотравно-лишайниковые альпийские, пестрокустово-разнотравные и низкоосоково-разнотравные степенные; пестрокустово-разнотравные, пестрокустово-разнотравные степенные и пестрокустовые ксерофитизированные луга; разнотравные полидоминантные и минуарциевые альпийские ковры; печальноосоково-овечьевоснянничные и печальноосоково-лишайниковые луга; арчевники из *Juniperus hemisphaerica* (пестроовсянничные), из *J. sabina* (трагакантовые, типчаковые, пестроовсянничные) и из *J. oblonga* (ксерофитно-разнотравные); полинно-разнотравные сообщества пустынных горных степей; типчаковые степи (типчково-разнотравные, типчково-низкоосоково-разнотравные, типчково-полюнные, типчково-ковильно-разнотравные с *Stipa pulcherrima*); шалфейно-разнотравные и шалфейно-низкоосоково-разнотравные сообщества с *Salvia daghestanica*; тимьянники злаково-разнотравные с преобладанием *Thymus collinus* и *T. nummularius*; колючеподушечники (с *Astragalus denudatus*) типчково-разнотравные, кустово-разнотравные и низкоосоковые; сообщества скальных трещин, углублений, уступов, карнизов, иш, слабо подвижных плитчатых и относительно неподвижных мелкощебнистых осыпей, ледниковых морен; сосняки низкоосоковые зеленомошные, злаково-разнотравные, неморальные (сложные), арчевые (с подлеском из *Juniperus hemisphaerica* и *J. sabina*); березняки злаково-разнотравные (моренные); дубяки злаково-разнотравные из *Quercus macranthera*; злаково-разнотравные кустарниковые сообщества *Rhododendron luteum*.

Наибольшее проективное покрытие *A. sericata* выявлено в тимьянниках злаково-разнотравных (10—40 %), пестроовсянничниках манжетковых субальпийских (20 %), овечьевоснянничниках низкоосоково-разнотравных степенных (10 %) и на пестрокустовых ксерофитизированных лугах (10 %).

Вид устойчив к пастбищу. При сравнении видового состава выпасаемых и не затронутых пастбищем участков кустово-разнотравных степенных лугов обнаружено, что *A. sericata* сохраняется даже в условиях значительной пастбищной нагрузки, приведшей к выпадению 59 % видов контрольного ценоза. На низкоосоково-разнотравных степенных среднегорных лугах проективное покрытие вида в условиях пастбища возрастает с 1—5 до 10 %.

Многочисленные находки *A. sericata* в средней и верхней частях лесного пояса внесли коррективы в существование представления о нижней границе высотного распространения вида, поскольку Галушко (1980) указывает его лишь для субальпийского и альпийского поясов. Перечислим некоторые находки, сделанные в СОГЗ и его охранной зоне.

Правый борт Архонского ущ., осыпи, 1000—1400 м над ур. м., 27 VII 1978, А. Амирханов; Цейское ущ., южн. склон Цейского хр., верхняя граница леса, 2200 м над ур. м., 28 VII 1975, он же; там же, над с. Ниж. Цей, западнее турприюта, выпасаемый сосновый лес, южн. эксп., 2000 м над ур. м., 6 VIII 1975, он же; там же, ур. Шимпри, конус выноса, южн. эксп., 1940 м над ур. м., крутизна склона 35°, 9 VIII 1980, В. Щербаков, Н. Филонов.

Находки вида на высотах до 3500 м над ур. м. подтвердили ранее известную (Галушко, 1980) верхнюю границу его распространения. Единичная находка вида в нижней части лесного пояса (левобережная пойма р. Ардон, южн. окрестности г. Алагир, 650 м над ур. м., 17 VI 1982, С. Тюнькин, А. Турчинская, И. Кудрявцева), по-видимому, обусловлена сносом растений или диаспор из вышележащих поясов по долине р. Ардон.

A. sericea Willd. Вид преимущественно скально-осыпных и щебнистых местообитаний, распространенный также на задерненных субстратах. Отмечен в СОГЗ (Амирханов, 1978; Амирханов и др., 1986). Встречается от верхней части лесного пояса до субнивного: субальпийские и альпийские луга, морены разных стадий задернения, лавинные лотки, каменистые и щебнистые россыпи на уступах скал, скальные полки, углубления, трещины. Широко распространен в альпийском и субнивном поясах. Помимо альпийского пояса, где был известен и ранее (Грос-

стейм, 1949; Галушко, 1980), отмечен также в субальпийском и верхней части лесного пояса. Нижний предел высотного распространения вида (2000 м над ур. м.) находится в области произрастания березового криволесья и сосняков, а верхний предел определен нами в 3800 м.

Перечислим некоторые находки *A. sericea*, сделанные в СОГЗ.

Цейское ущ., южн. склон Цейского хр.: ур. Шимпри, 2000 м над ур. м., 7 VII 1981, В. Шербаков, Н. Филонов; гребень Цейского хр. над ур. Шимпри, скалы сев.-зап. эксп., 3000 м над ур. м., 9 VIII 1975, А. Амирханов.

Цейское ущ., сев. склон Кальперского хр.: лавинный лоток напротив турбазы «Цей-Радиальная» сев. эксп., свыше 2000 м над ур. м., 27 VII 1977, Р. Тавасиев; ур. Шигд, около водопада, 2000 м над ур. м., 23 VII 1977, он же; там же, каменистые россыпи на уступах скал в березовом криволесье, сев. эксп., 2200 м над ур. м., 13 VII 1980, В. Шербаков, Н. Филонов; морена ледника Кальпер, сев. эксп., 2900 м над ур. м., 19 VII 1981, они же; склоны Кальперского пер., свыше 3600 м над ур. м., 12 VIII 1978, А. Амирханов; правая боковая морена Сказского ледника, зап. эксп., около 2500 м над ур. м., 13 VII 1982, О. Чабак.

Верховья Цейского ущ.: у языка Цейского ледника, по всей морене, в березовом криволесье, 2200 м над ур. м., 30 V 1975, с. с.; северо-восточный склон горы Хицан, увлажненные стекающими водами скалы, сев.-вост. эксп., 3300 м над ур. м., крутизна склона 35°, 27 VII 1981, В. Шербаков, Н. Филонов; юго-восточный склон горы Хицан, монолитная скальная стена, юго-вост. эксп., 3300 м над ур. м., крутизна склона 75°, 29 VIII 1981, они же.

Эколого-фитоценотический диапазон вида довольно широк, он включает в себя сообщества скальных трещин, углублений, ииш, полок, уступов, карнизов, каменистых и щебнистых россыпей на уступах скал; сообщества относительно неподвижных мелкощебнистых осыпей, лавинных лотков, ледниковых морен различных стадий задернения; моренные сообщества с доминированием *Salix kazbekensis* или с господством *Calamagrostis pseudo phragmites*; кустарничково-травяные альпийские сообщества с преобладанием *Dryas caucasica*; сиббальдиевые и полидоминантные разнотравные альпийские ковры; кобрезиевники разнотравные и осоково-разнотравные; печальиоосочники овечьевсянцевые, кобрезиевые и лишайниковые; пестроовсянничники альпийские (мелкотравные, кустарничковые, кобрезиевые) и субальпийские (манжетковые, широколистно-разнотравные); овечьевсянничники разнотравно-лишайниковые альпийские; полвицево-разнотравные субальпийские луга; бородачевые горные степи (разнотравно-злаковые и низкоосоково-разнотравные); сосняки осоковые, злаковые, злаково-разнотравные и копеечниковые (моренные); березняки злаково-разнотравные (моренные).

При изучении изменения флористического состава сосняков низкоосоковых под влиянием различных антропогенных факторов обнаружено, что *Alchemilla sericea* устойчив к воздействию пожаров, но выпадает при пастбе.

A. valdehirsuta Bus. Луговой вид. Отмечен в СОГЗ на границе лесного и субальпийского поясов: Цейское ущ., южн. склон Цейского хр. над с. Верх. Цей, субальпийский луг, 2000 м над ур. м., 26 IV 1976, А. Амирханов.

Перечисленные образцы хранятся в гербарии СОГЗ; дублиеты переданы в ЛЕ.

Публикация подготовлена при финансовой поддержке Института «Открытое общество» Фонда «Содействие» (грант О5А60Н).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амирханов А. М. Растительность Северо-Осетинского государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 19 с.

Амирханов А. М., Комжа А. Л., Филонов Н. Д., Шербаков В. В. Список видов сосудистых растений высокогорий бассейна р. Ардон (Северо-Осетинский заповедник) // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 107—128.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 2. Ростов н/Д, 1980. 352 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М. 1949. 747 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 5. 2-е изд. перераб. и доп. М.; Л., 1952. 453 с.

Юзепчук С. В. Подсем. III. *Rosoideae* // Флора СССР. М.: Л., 1941. Т. 10. С. 1—508.

SUMMARY

New data on the distribution and ecology of the *Alchemilla* species (*Rosaceae*) in mountain part of the Northern Ossetia (the Central Caucasus) are given. The altitudinal ranges of several species have been established. One of the species, *A. epipsila* Juz. is new for the Central Caucasus.

УДК 581.55

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© Д. Г. Орешкин

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЕДИНИЧНЫХ ОСОБЕЙ ПОДРОСТА СОСНЫ НА НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ В ЗЕЛЕНОМОШНО-ЛИШАЙНИКОВЫХ СОСНЯКАХ¹

D. G. ORESHKIN. EVALUATION OF THE PINE SAPLINGS INFLUENCE ON THE UNDERGROWTH
VEGETATION IN THE DRY MOSS-LICHEN PINE FORESTS

На основании анализа частот доминирования видов напочвенного покрова выявлена группа особей подроста *Pinus sylvestris*, наименее изменивших растительность в месте произрастания. Для оценки силы влияния особи подроста предлагается критерий «кумулятивный объем ствола» (КО), учитывающий ее размеры и возраст. Показано, что наименее изменен напочвенный покров под особями *Pinus sylvestris*, КО которых не превышает 1.2 см³, что соответствует 5—6-летним особям высотой около 20 см.

Воздействие деревьев на напочвенный покров в лесных сообществах не вызывает сомнений. Это показано во множестве работ (Лашинский, 1975; Ипатов, Кирикова, 1981; Beatty, 1984; Маслов, 1986; Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Kuuluvainen et al., 1993) и нашло отражение в развитии представлений о фитогенном поле (Котов, 1982, 1983; Самойлов, 1983; Ястребов, 1993, 1996). С другой стороны, неоднократно отмечалась зависимость хода возобновления древостоя от состояния напочвенного покрова (Бузыкин, 1965; Лашинский, 1981; Maguire, Forman, 1983; Санников, 1984; Санников, Санникова, 1985; Ипатов, Голубицкая, 1987; Толпышева, Малышева, 1988; Kuuluvainen et al., 1993). Очевидно, что с увеличением возраста и, главное, размеров дерева от проростка до взрослого состояния происходит усиление его влияния на окружающую растительность. В определенный момент времени, продолжая испытывать влияние напочвенного покрова, молодая особь в то же время сама начинает существенно воздействовать на состав и строение травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Это необходимо учитывать при изучении влияния напочвенного покрова на возобновление деревьев. Если в выборку попадут варианты с измененной вследствие воздействия особей растительностью, то это не позволит верно оценить воздействие видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на состояние подроста. Таким образом, возникает задача выделения некоторой группы особей подроста, наименее изменивших напочвенный покров в месте своего произрастания.

¹ Доклад о работе был представлен на VI Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге, проходившей 12—16 мая 1996 г.

Исследование проводили в сухих зеленомошно-лишайниковых сосняках на песках с атмосферным увлажнением (Ипатов и др., 1991, 1995) в районе ж.-д. станции Суйстамо и в районе г. Питкяранта Республики Карелия. На 18 участках размером 30 × 30 м описывали положение всех особей *Pinus sylvestris* L. высотой более 20 см, условно разделенных на подрост (менее 6.5 м выс.) и древостой. У особей подроста измеряли высоту, диаметр ствола на высоте 20 см и возраст. У взрослых деревьев измеряли окружность ствола на высоте 1.3 м. Дополнительно взрослые деревья были описаны в пределах каймы шириной 5 м по периметру участка.

Состояние напочвенного покрова учитывали на площадках размером 8 × 8 см путем указания видов, доминирующих в мохово-лишайниковом и травяно-кустарничковом ярусах, либо отсутствия яруса. Такие площадки описывали под каждой особью подроста, при этом ствол особи находился в геометрическом центре площадки. Если диаметр ствола особи приближался к поперечнику площадки, напочвенный покров учитывали в кольце шириной 4 см вокруг ствола. Кроме того, для оценки фонового воздействия взрослого древостоя и совокупности подроста была сделана контрольная выборка — напочвенный покров был учтен в узлах сетки со стороной 1 м.

Решение задачи выявления группы особей подроста, наименее изменивших под собой напочвенный покров, включает в себя, в частности, поиск критерия для оценки силы влияния особи подроста.

Как отмечалось выше, сила влияния особи на напочвенный покров увеличивается с возрастом. Казалось бы, возраст можно использовать как меру силы воздействия особи, но этому препятствует значительная размерная неоднородность одновозрастных особей. В то же время напряженность фитогенного поля в той или иной мере зависит от размеров растения. Этот факт признается большинством исследователей, рассчитывающих индексы фитогенного поля деревьев на основе их размеров (Котов, 1982, 1983; Weiner, 1984; Penfige, Walker, 1986; Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Ястребов, 1993, 1996; Kuuluvainen et al., 1993). Однако учет длительности воздействия может быть весьма полезен, так как многие компоненты фитогенного поля (например, опад) имеют кумулятивный эффект. Таким образом, желательно иметь такой индекс напряженности фитогенного поля, который учитывал бы как размеры особи, так и ее возраст. В качестве такого индекса мы предлагаем величину кумулятивного объема ствола особи (КО), который представляет собой сумму за A лет объемов ствола V_a в любом возрасте a :

$$КО = \sum_{a=1}^A V_a. \quad (1)$$

Для расчета этой величины на имеющихся данных был сделан ряд допущений. Было принято, что

1) ствол имеет коническую форму, поэтому объем рассчитывается как

$$V = \frac{\pi h r^2}{3}, \quad (2)$$

где h — высота ствола, а r — его радиус; 2) диаметр ствола на уровне почвы соответствует диаметру на высоте 20 см; 3) относительный темп роста особи (Δf) не изменялся в течение ее жизни.

Оценку относительного темпа роста особи Δf относительно признака f (в данном случае — высоты и диаметра ствола) можно оценить, рассчитав отклонение значения данного признака от его средней величины M_{fA} в возрасте A и нормировав его средним квадратичным отклонением признака S_{fA} в данном возрасте:

$$\Delta f = \frac{f_A - M_{fA}}{S_{fA}}. \quad (3)$$

ТАБЛИЦА 1

Параметры уравнений линейной регрессии по возрасту средних значений и средних квадратических отклонений ln-трансформированных признаков

Параметры уравнений $Y = a + bX$	a	b
Средняя ln-трансформированная высота	2.5312	0.0864
Средний ln-трансформированный диаметр	0.4280	0.0845
Среднее квадратическое отклонение ln-трансформированной высоты	0.1688	0.0172
Среднее квадратическое отклонение ln-трансформированного диаметра	0.3028	0.0140

ТАБЛИЦА 2

Размах варьирования исследуемых показателей

Величина признака	min	max
Влияние древостоя, усл. ед.	0.00	29.00
Влияние окружающего подроста, см ³ /см	0.00	4549.62
Кумулятивный объем ствола, см ³	0.27	41008.67
Возраст особей подроста, лет	6	47

Исходя из полученной оценки жизненности Δf величину признака в любом возрасте a можно рассчитать как

$$f_a = M_{fa} + \Delta f S_{fa}. \quad (4)$$

По имеющимся в нашем распоряжении данным, были получены уравнения линейной регрессии средних величин натуральных логарифмов высоты, диаметра и их средних квадратичных отклонений по возрасту (табл. 1), поэтому уравнения (2) и (3) приняли следующий вид:

$$\Delta f = \frac{\ln(f_A) - M_{\ln(f_A)}}{S_{\ln(f_A)}}, \quad (5)$$

$$f_a = \exp(M_{\ln(f)a} + \Delta f S_{\ln(f)a}), \quad (6)$$

где $M_{\ln(f)}$ — среднее значение логарифма признака f , а $S_{\ln(f)}$ — среднее квадратическое отклонение логарифма признака. Таким образом, используя уравнения (1), (5) и (6) были рассчитаны величины кумулятивных объемов ствола для всех особей подроста (табл. 2). Отметим, что величина КО довольно сильно коррелирует с некоторыми показателями развития крон особей подроста. Так, КО коррелирует с количеством приростов последнего года² (0.94), суммарной длиной всех ветвей (0.96), суммой длин приростов последнего года (0.96), суммарной длиной охвоенных частей веток (0.96) и массой хвои (0.94).

Естественно предположить, что на напочвенный покров влияет не только данная особь подроста, но и взрослый древостой и окружающий подрост. В идеале для решения поставленной задачи нужно рассматривать только одиночные особи подроста, что практически невозможно в условиях естественных сообществ. Для того чтобы

² В скобках указана величина коэффициента линейной корреляции, значения достоверны на 5%-ном уровне значимости. Для расчета коэффициентов были измерены кроны 21 особи в возрастах от 17 до 31 года и высотой от 51 до 260 см. Расчет показателей развития кроны сделан с помощью программы А. Б. Ястребова «Branches».

ТАБЛИЦА 3

Расчет влияния окружающего подроста:
зависимость параметра x от возраста
особи-мишени (a) и возраста влияющей особи (A)

Возраст		$A < 20$	$A > 20$
$a < 20$	$a < A$	$A - a + 1$	$A - a + 1$
	$a \geq A$	1	
$a \geq 20$		1	$A - 19$

Примечание. При расчете влияния подроста в контрольных точках величину x принимали в соответствии со строкой « $a \geq 20$ ».

уменьшить ошибку, возникающую вследствие этого влияния, в дальнейшем необходимо анализировать только особи подроста, расположенные в точках с относительно небольшим влиянием древостоя и окружающего подроста.

Для оценки воздействия древостоя использовали индекс напряженности фитогенного поля, предложенный А. Б. Ястребовым (1993). Форма зависимости индекса была получена на основе изучения варьирования растительности сухих лишайниково-зеленомошных сосняков с помощью факторного анализа. В данной работе применялся «индекс затенения», связанный с первой компонентой варьирования растительности. Индекс зависит от расстояния до влияющего дерева и его диаметра и обладает свойством аддитивности, поэтому оценки влияния древостоя для исследуемых точек (контроля и особей подроста) были получены путем суммирования оценок влияния всех деревьев, расположенных на участке и в кайме вокруг него (табл. 2).

Для оценки влияния окружающего подроста (ВП) использовали величину кумулятивного объема ствола влияющей особи, отнесенную к расстоянию (D) до нее:

$$ВП = \frac{1}{D} \sum_{a=x}^A V_a. \quad (7)$$

Форма зависимости силы влияния подроста от расстояния в данном случае не изучалась, так как это требует специального исследования; известно, однако, что оценка влияния особи путем отнесения ее размеров к расстоянию дает удовлетворительные результаты (Котов, 1982, 1983; Ястребов, Познанская, 1993). Для сопоставимости оценок силы влияния окружающего подроста на отдельные особи и на контрольные площадки влияние окружающего подроста подсчитывали не за всю жизнь влияющей особи, а лишь за последние 20 лет; при этом учитывали соотношение возраста влияющей особи и возраста особи-мишени (табл. 3). При расчете влияния окружающего подроста во внимание принимались только особи, расположенные в радиусе 2 м. В связи с этим из дальнейшего анализа был исключен подрост, расположенный на расстоянии менее 2 м от края площадки (табл. 2).

В качестве исходной гипотезы предположим, что растительность под особями подроста реагирует на усиление его воздействия изменением частот доминирования (ЧД) тех или иных видов напочвенного покрова. Таким образом, сравнивая распределения ЧД видов под подростом разного КО, в случае существования достоверных отличий между распределениями можно говорить о существовании зависимости состояния напочвенного покрова от силы влияния на него особей подроста. Очевидно, что распределение доминирующих видов под подростом с минимальным КО соответствует наименее измененному напочвенному покрову. Решение задачи выявления группы подроста, наименее изменившего под собой напочвенный покров, сводится, таким образом, к нахождению минимальной верхней границы первого класса КО.

Для устранения возможной ошибки, связанной с влиянием окружающих особей подростa, варианты с величиной этого показателя, превышающей 100 см³/см (табл. 2), были исключены из анализа. Для сопоставления реакции напочвенного покрова на увеличение силы влияния особей подростa в разных условиях выборка была разбита на 3 группы по силе влияния древостоя: 1) от 0 до 3 условных единиц (группа с минимальным фоновым воздействием древостоя и окружающего подростa), 2) от 3 до 8, 3) более 8 условных единиц. Внутри каждой группы варианты были разделены на классы в соответствии с КО особей подростa. Сравнение распределений ЧД видов напочвенного покрова осуществлялось с использованием критерия χ^2 . Количество и диапазоны классов КО подбирались так, чтобы обеспечить сравнимость распределений (критерий χ^2 не работает, если в одном и том же классе обоих распределений частоты равны нулю) и, по возможности, достоверность различий распределений. Таким образом, в каждой группе, выделенной по силе влияния взрослого древостоя, варианты были разделены на 3 класса по КО. Верхняя граница первого класса устанавливалась в каждом случае индивидуально. Верхняя граница второго класса была принята равной 300 см³, что примерно соответствует особям высотой 125 см, диаметром стволика 14—15 мм в возрасте 26—27 лет (оценка получена исходя из средних показателей по высоте и диаметру (табл. 1)). Сравнение частот проводили как отдельно по ярусам, так и по всем группам сразу.

При организации анализа возникли трудности, связанные с тем, что в то время как отдельные виды³ — *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Cladina abruscula* (Wallr.) Hale et W. Culb, *C. rangiferina* (L.) Web. — доминируют с большой частотой, другие виды доминируют довольно редко. В связи с тем что критерий χ^2 не работает в случае, если в одном классе обоих распределений частоты равны нулю, возникла необходимость объединить редко доминирующие виды в группы. Группировку видов проводили следующим образом.

В травяно-кустарничковом ярусе отдельно рассматривали *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea* и «отсутствие травяно-кустарничкового яруса». Остальные виды вследствие их крайне редкого доминирования объединили в группу «другие виды».

Виды мохово-лишайникового яруса мы попытались объединить в более или менее экологически однородные группы. Таким образом была выделена группа «кустистые лишайники», включающая все виды рода *Cladina* (кроме *C. rangiferina*) и *Cetraria islandica* (L.) Ach., группа «зеленые мхи» — *Pleurozium schreberi* и виды рода *Dicranum* (*D. polysetum* Sw. и *D. scoparium* Hedw.). Виды рода *Polytrichum* (*P. juniperinum* Hedw., *P. piliferum* Hedw. и *P. strictum* Brid.), *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. и бокальчатые лишайники рода *Cladonia* были объединены в группу «пионерные виды» (Ипатов и др., 1995; Самойлов, Ипатов, 1995). *Cladina rangiferina* — довольно обильный вид со специфической экологией (Ястребов, 1993) и «отсутствие мохово-лишайникового яруса» рассматривались отдельно.

Результаты

В результате анализа χ^2 , проведенного для группы особей подростa, расположенных в точках с минимальным фоновым воздействием древостоя (0—3 усл. ед.), и окружающего подростa, оказалось, что минимальная верхняя граница первого класса КО, обеспечивающая достоверные отличия ЧД почти во всех случаях (табл. 4), равна 1.2 см³. Эта величина была найдена путем перебора различных вариантов верхней границы первого класса КО и примерно соответствует 5—6-летним особям высотой 20 см и диаметром 2 мм.

Аналогичное сравнение распределений ЧД видов напочвенного покрова для вариантов с воздействием древостоя в диапазоне 3—8 усл. ед. также показало

³ Названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (1971, 1978), мхов — по работе Г. В. Железновой (1994).

ТАБЛИЦА 4

Результаты сравнения частот доминирования видов напочвенного покрова под подростом с разным КО ствола, величины критерия χ^2

Класс КО	Влияние древостоя, усл. ед.								
	0—3			3—8			8—30		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Мохово-лишайниковый ярус									
1	63.2			125.5			34.4		
2	107.6	13.5		264.1	42.6		41.5	8.2*	
3	3.3*	31.6	31.5	106.0	135.7	128.7	22.7	13.0	8.1*
Травяно-кустарничковый ярус									
1	23.1			253.5			32.3		
2	94.6	7.5*		214.1	68.3		20.8	8.0	
3	17.8	27.8	43.0	106.4	112.1	39.4	36.9	2.9*	11.2
Оба яруса									
1	86.3			379.1			66.6		
2	202.3	20.9		478.2	110.8		62.3	16.2	
3	21.1	59.4	74.5	212.4	247.8	168.1	59.6	16.0	19.4

Примечание. Класс «0» соответствует контрольной выборке; интервалы классов КО см. в тексте; * — значения χ^2 , недостоверные на 5 %-ном уровне значимости. Размер выборки (контроль/подрост): первый класс влияния древостоя — 8437/579, второй — 220/4158, третий — 117/1028.

сходный результат — верхняя граница первого класса КО оказалась равна 1.2 см^3 , причем различия ЧД оказались достоверными как между классами КО, так и с контролем (табл. 4). В то же время при максимальном воздействии древостоя минимальная граница первого класса КО оказалась равной 5 см^3 , что примерно соответствует 10-летним особям высотой 30 см и диаметром 4 мм.

Рассмотрение изменения частот доминирования видов напочвенного покрова (рис. 1, 2) показало, что с увеличением КО увеличивается ЧД зеленых мхов, *Cladina rangiferina* и *Vaccinium vitis-idaea*, уменьшается ЧД пионерных видов и *Calluna vulgaris*. Существенного изменения частоты отсутствия мохово-лишайникового яруса не отмечено, частота отсутствия травяно-кустарничкового яруса слабо возрастает. Монотонного падения ЧД кустистых лишайников не наблюдается (рис. 1, В), что, вероятно, связано со значительным количеством пионерных видов на редилах (рис. 1, Д). Таким образом, виды напочвенного покрова разделились на две группы по отношению к увеличению КО.

Как можно было ожидать, более сильное фоновое влияние древостоя отразилось в характере изменения ЧД видов, причем видно, что ответ видов напочвенного покрова на усиление влияния древостоя и увеличение КО особи подроста сходен (рис. 1, 2). Группа видов, ЧД которых увеличивается с увеличением КО (зеленые мхи, *Cladina rangiferina* и *Vaccinium vitis-idaea*), а также «отсутствие травяно-кустарничкового яруса» также увеличивают свою ЧД при увеличении силы влияния древостоя. Обратная картина — уменьшение ЧД с увеличением силы влияния древостоя и увеличением КО — наблюдается для пионерных видов и *Calluna vulgaris*. Тенденция монотонного увеличения ЧД *Vaccinium vitis-idaea* и уменьшения ЧД *Calluna vulgaris* с увеличением КО нарушается лишь при самом сильном влиянии древостоя.

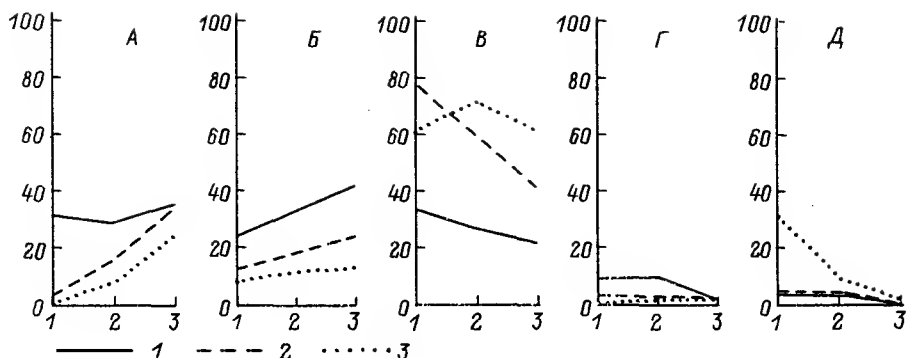


Рис. 1. Изменение частот доминирования видов мохово-лишайникового яруса при увеличении КО подроста.

А — зеленые мхи, Б — *Cladina rangiferina*, В — кустистые лишайники, Г — отсутствие мохово-лишайникового яруса, Д — пионерные виды. 1—3 — сила фоновое воздействия древостоя, усл. ед.: 1 — от 0 до 3, 2 — от 3 до 8, 3 — более 8. По осям абсцисс — классы КО; по осям ординат — частота доминирования, %.

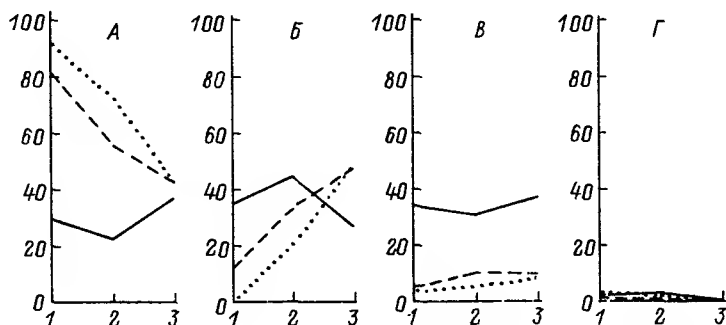


Рис. 2. Изменение частот доминирования видов травяно-кустарничкового яруса при увеличении КО подроста.

А — *Calluna vulgaris*, Б — *Vaccinium vitis-idaea*, В — отсутствие травяно-кустарничкового яруса, Г — другие виды. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Обсуждение

Как показал анализ частот доминирования, особи подроста сосны в зеленомошно-лишайниковых сосняках начинают изменять под собой напочвенный покров в довольно раннем (7—8 лет) возрасте. Реакция видов в ответ на изменение КО подроста хорошо согласуется с характером изменения ЧД видов в ответ на усиление влияния древостоя в контроле (рис. 3) и с реакцией постоянства и проективного покрытия этих видов на изменение сквозистости полога древостоя (Ипатов, Кирикова, 1981; Ипатов и др., 1995). Судя по сходной реакции видов на влияние как подроста, так и взрослого древостоя оно опосредуется одними и теми же факторами. Примечательно, что при самом сильном влиянии древостоя граница первого класса КО смещается от 1.2 до 5 см³, т. е. на более поздний срок (11—12 лет). Вероятно, из-за того, что напочвенный покров в этом случае уже довольно сильно трансформирован в ответ на влияние древостоя; в растительном покрове увеличивается доля видов, обладающих значительной устойчивостью к затенению и другим факторам, слагающим фитогенное поле, — зеленых мхов, *Cladina rangiferina* и *Vaccinium vitis-idaea*. Поэтому для проявления реакции на воздействие одиночной особи подроста необходимо, чтобы оно было более сильным и (или) длительным.

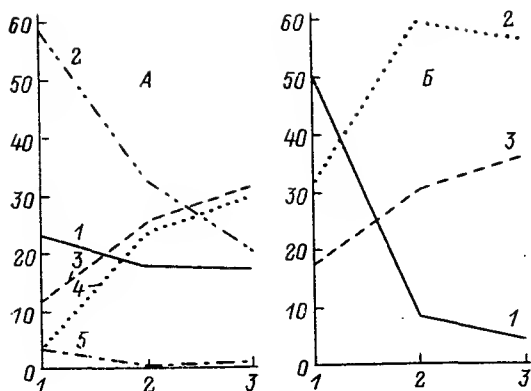


Рис. 3. Изменение фоновых частот доминирования видов мохово-лишайникового (А) и травяно-кустарничкового (Б) ярусов при увеличении силы влияния древостоя.

А: 1 — зеленые мхи, 2 — кустистые лишайники, 3 — *Cladina rangiferina*, 4 — отсутствие мохово-лишайникового яруса, 5 — пионерные виды; Б: 1 — *Calluna vulgaris*, 2 — *Vaccinium vitis-idaea*, 3 — отсутствие травяно-кустарничкового яруса. По оси абсцисс — классы влияния древостоя (пояснения в тексте); по осям ординат — частота доминирования, %.

Таким образом, в большинстве случаев поведение видов в связи с увеличением КО хорошо согласуется с существующими представлениями об их экологических свойствах. Остановимся на двух случаях, выпадающих из общей закономерности.

При минимальном (0—3 усл. ед.) фоновом воздействии древостоя не наблюдается монотонного уменьшения ЧД кустистых лишайников (рис. 1, В), которого можно было бы ожидать исходя из общих тенденций. Неожиданно низкая частота ЧД кустистых лишайников в первом классе КО, вероятно, связана с большой ЧД в напочвенном покрове пионерных видов (рис. 1, Д). Действительно, столь низкая напряженность влияния древостоя связана, как правило, с рединами, появившимися в результате рубок, пожаров и других нарушений. Кроме того, лишайники, преобладающие в напочвенном покрове разреженных древостоев, в случае низовых пожаров выгорают гораздо сильнее, чем зеленые мхи, и сменяются различными пионерными видами (Самойлов, Ипатов, 1995). Весьма вероятно, что уменьшение ЧД пионерных видов с увеличением КО и параллельные изменения ЧД кустистых лишайников при минимальном воздействии древостоя являются следствием микродемутационных процессов, идущих независимо от усиления воздействия подроста. Таким образом, этот случай лучше объясняется, исходя из альтернативной гипотезы, предполагающей, что связь изменений напочвенного покрова с увеличением КО особей подроста является мнимой, обусловленной лишь течением времени. Однако сомнительно, что все изменения ЧД видов являются исключительно результатом независимых от влияния подроста микродемутационных процессов. Наблюдаемая смена кустистых лишайников и пионерных видов зелеными мхами и *Cladina rangiferina* хорошо интерпретируется как результат усиления трансформации среды в фитогенном поле (Ипатов, Кирикова, 1981; Ястребов, 1993).

Второй случай отклонения результатов от ожидаемого (рис. 3, Б) исходя из известных закономерностей — реакция *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* на увеличение КО при максимальном воздействии взрослого древостоя. В классе максимального КО вместо ожидаемого падения ЧД *Calluna vulgaris* и увеличения ЧД *Vaccinium vitis-idaea* наблюдается обратная картина (рис. 2, А, Б). Наиболее вероятными кажутся следующие объяснения. С одной стороны, это может быть артефактом, связанным с небольшим числом вариантов (60) в классе КО более 300 см³. С другой стороны, точки с наибольшей силой влияния древостоя часто находятся вблизи довольно крупных старых деревьев. Такие деревья имеют высоко поднятую крону, тень от которой падает далеко от подкоронового пространства. В то же время крона крупного подроста (высотой 2—6 м) также начинает приподниматься над почвой. В

таких условиях вследствие осветления может начаться повторное разрастание вереска в подкروновые пространства особей подроста. Кроме того, снижение ЧД *Vaccinium vitis-idaea* отчасти является следствием учащения отсутствия травяно-кустарничкового яруса.

Возможно также, что использованные в работе индексы фитогенного поля завышают влияние крупных деревьев. Это может быть как следствием недостаточной гибкости кривых, применявшихся для аппроксимации напряженности фитогенного поля (Ястребов, 1993), так и результатом определенной инертности напочвенного покрова (замедленной реакцией отдельных видов на осветление).

В заключение стоит упомянуть еще одну альтернативу принятой в работе гипотезе, объясняющей причины изменения ЧД видов. Изменение частот доминирования видов напочвенного покрова под особями подроста с разным КО может происходить по причине преимущественного отмирания особей на напочвенном покрове определенного типа. Принятие этой гипотезы предполагает признание очень сильного влияния напочвенного покрова на подрост. Однако очевидно, что напочвенный покров непосредственно вблизи ствола вряд ли может оказывать существенное воздействие на достаточно крупные особи. Наши наблюдения показывают, что отдельные особи высотой около 1.5 м могут иметь корни, отходящие более чем на 4 м от ствола. В таком случае большее влияние на состояние и смертность подроста должна оказывать конкуренция среди особей сосны. К тому же в данной работе рассматривался достаточно большой размерный диапазон подроста (табл. 2). Следовательно, взаимоотношения подроста и напочвенного покрова, предусматриваемые этой гипотезой, вряд ли имеют место в реальности.

Выводы

Несмотря на некоторые отклонения от ожидаемых закономерностей, оказалось, что напочвенный покров реагирует на увеличение силы и длительности воздействия подроста так же, как на усиление воздействия взрослых деревьев, причем воздействие молодых особей сосны начинает сказываться уже в довольно раннем возрасте. Таким образом, влияние подроста и взрослых деревьев, видимо, различается лишь количественно. Отсюда следуют два вывода.

Во-первых, результаты данной работы позволяют выдвинуть объективный критерий выделения группы особей деревьев, называемых подростом. Если рассматривать фитоценоз как систему, формируемую в основном процессами средообразования (Василевич, 1983; Ипатов, Кирикова, 1986), то роль дерева в сообществе определяется его эдификаторной мощностью. Момент, когда воздействие данной особи начинает сказываться на состоянии других растений, может рассматриваться как некий качественный скачок. В таком случае, с функциональной точки зрения, «подростом» можно считать те особи, которые не оказывают существенного влияния на напочвенный покров. Однако роль особи в сообществе не ограничивается только этим; весьма важен конкурентный статус дерева в синузии. Поэтому критерий неизменности напочвенного покрова вряд ли можно считать достаточным для выделения «подроста» из общей совокупности деревьев данного вида в сообществе.

Во-вторых, с практической точки зрения, при изучении влияния состояния напочвенного покрова на особи подроста в рассмотрении следует принимать только самый мелкий подрост. Очевидно также, что при решении подобной задачи в других типах сообществ необходимы специальные исследования. Причиной этого является различная толерантность и конкурентная мощность видов напочвенного покрова и разная эдификаторная сила особей различных древесных пород в разных экологических условиях.

Автор выражает благодарность А. Б. Ястребову и другим участникам экспедиции лаборатории геоботаники БиНИИ за помощь в сборе материалов, В. С. Ипатову и О. В. Архиповой — за ценные комментарии по сути и форме статьи.

Настоящее исследование стало возможным отчасти благодаря финансовой поддержке по грантам Международного Научного Фонда R6E000 и R6E300 и грантам для студентов Конкурсного центра фундаментального естествознания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бузыкин А. И. Возобновление сосны в зависимости от развития травяного покрова // Лесн. хоз-во. 1965. № 2. С. 15—16.
- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 246 с.
- Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 с.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. 1. Фитоценологический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61—74.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—828.
- Ипатов В. С., Голубицкая И. А. Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987. № 17. вып. 3. С. 38—45.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 580—585.
- Котов С. Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—239.
- Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.
- Лащинский Н. Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1721—1726.
- Лащинский Н. Н. Динамика возобновительного процесса сосны // Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск, 1981. С. 188—247.
- Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.
- Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. 411 с.; 1978. Вып. 5. 305 с.
- Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных деревьев дуба *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.
- Самойлов Ю. И., Ипатов В. С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4. № 24. С. 58—66.
- Санников С. Н. Естественное возобновление в сосняках северной тайги Зауралья // Природа и лесная растительность северной части Свердловской области. Свердловск, 1984. Вып. 1. С. 117—130.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., 1985. 149 с.
- Толпышева Т. Ю., Малышева Т. В. О механизмах воздействия напочвенного лишайникового покрова на возобновление сосны // Лесн. хоз-во. 1988. № 11. С. 18—20.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Ястребов А. Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 54—65.
- Ястребов А. Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Экология. 1996. № 1. С. 3—9.
- Ястребов А. Б., Познанская А. А. Анализ влияния древостоя на подрост в сосновых борах Карелии // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 123—132.
- Beatty S. W. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants // Ecology. 1984. Vol. 65. N 5. P. 1406—1419.
- Kuuluvainen T., Hokkanen T. J., Järvinen E., Pukkala T. Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system // Can. J. For. Res. 1993. Vol. 23. P. 2101—2109.
- Kuuluvainen T., Pukkala T. Effect of Scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings // Silva Fennica. 1989. Vol. 23. N 2. P. 159—167.

Maguire D. A., Forman R. T. T. Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest // Ecology. 1983. Vol. 64, N 6. P. 1367—1380.

Penridge L. K., Walker J. Effect of neighbouring trees on eucalypt growth in a semi-arid woodland in Australia // J. Ecol. 1986. Vol. 74. P. 925—936.

Weiner J. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals // J. Ecol. 1984. Vol. 72. P. 183—195.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 22 V 1997

SUMMARY

The group of the sapling individuals of *Pinus sylvestris* L. that changed surrounding vegetation minimally was revealed using the analysis of frequencies of dominating undergrowth species. The criterion «cumulative volume of stem» (CV) that takes into account the size and age of the individual was suggested to estimate the power of individual influence. It is shown that undergrowth vegetation was changed minimally by the individuals with CV less than 1.2 cm³. This cumulative volume corresponds to the individuals of 5—6 years of age about 20 cm in height.

УДК 581.9 (470.23)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© Е. Е. Румянцева, Н. М. Иванова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ФЛОРЫ ЮГО-ВОСТОКА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

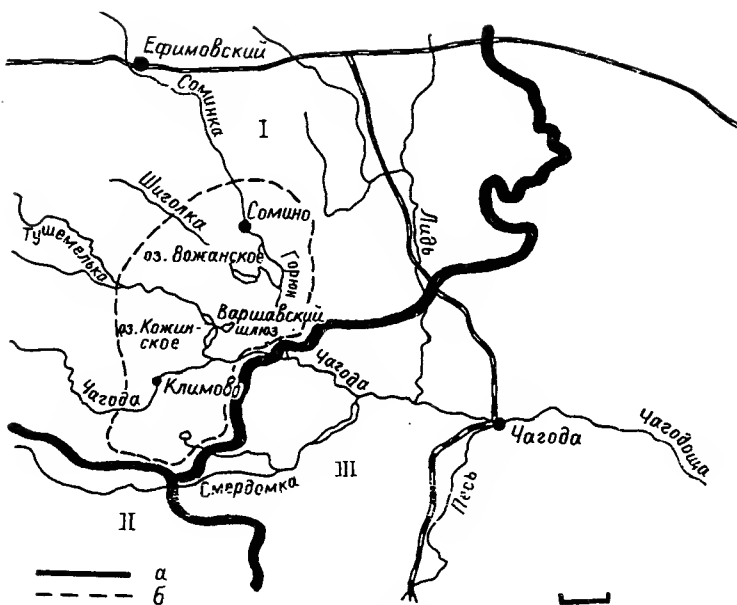
E. E. RUMIANTSEVA, N. M. IVANOVA. NEW AND RARE PLANTS IN THE FLORA OF THE
SOUTH-EAST OF LENINGRAD REGION

Кратко охарактеризована растительность крайнего юго-востока Ленинградской обл. Приведены 24 вида высших растений, новых для территории Тихвинского и Мологского флористических районов в пределах Ленинградской обл., а также впервые для Ленинградской обл. указан редкий на территории Северо-Запада вид колокольчика *Campanula bononiensis*.

Работы по изучению флоры Ленинградской обл. начались более 250 лет назад, но до сих пор очень многие ее территории остаются малоисследованными. Особенно это касается пограничных районов области, достаточно удаленных от Санкт-Петербурга.

В 1993—1996 гг. нами проводились флористические исследования на крайнем юго-востоке Ленинградской обл. Этот маленький уголок области отделен от остальной территории отрогами Вепсовской возвышенности и является, пожалуй, одним из самых дальних по отношению к Санкт-Петербургу. До настоящего времени не имелось никаких опубликованных сведений о флоре этого района. Отрывочные данные о растительности можно найти в работах Е. Г. Боброва (1927) и Р. М. Никишина (1939), посвященных распространению дуба и его характерных спутников в юго-восточной части Ленинградской обл., а также в работе З. О. Соколовой (1932), представляющей собой отчет об экспедиции в Боровичский и Череповецкий округа летом 1930 г. Прилежащие к исследованной нами территории районы Новгородской и Вологодской областей изучены также недостаточно.

Полевые работы по сбору гербарного материала проводили в течение двух полных полевых сезонов 1993 и 1994 гг. В 1995 и 1996 гг. было сделано несколько дополнительных маршрутов. Помимо авторов в разные сроки в них принимали участие студенты кафедры ботаники Д. В. Костылева, Л. Е. Курбатова, А. А. Петкова. Исследованная нами территория занимает площадь 380 км² и включает в себя



Район исследований.

Области: I — Ленинградская, II — Новгородская, III — Вологодская. Границы: а — областей, б — исследованной территории. Масштабная линейка — 6 км.

окрестности поселков Сомино и Климово Бокситогорского р-на Ленинградской обл.; на юге и юго-востоке она непосредственно граничит с Новгородской и Вологодской областями соответственно (см. рисунок).

Современный рельеф рассматриваемой территории является отражением длительной геологической истории, наиболее существенную роль в которой сыграл период мощной ледниковой аккумуляции, связанный в основном с последним оледенением. Несомненно, что значительное влияние на распределение четвертичных отложений оказал дочетвертичный рельеф, сформировавшийся к началу Валдайского оледенения и определяемый поверхностью карбонового плато из моноклинально залегающих известняков и доломитов среднего карбона (Баканова и др., 1969).

В целом исследованная территория относится к дистальной зоне Валдайского оледенения, занимает северо-западную часть Молого-Лидского геоморфологического района (Малаховский, 1951; Соколов, 1957) и характеризуется наличием размытых краевых ледниковых образований в виде озовых и моренных гряд на фоне зандровых песчаных равнин. Таким образом, ее можно рассматривать как переходную зону от главного моренного пояса к террасированным равнинам Молого-Шекснинской низины. Кроме того, расположение территории в районе восточного края карбонового плато обуславливает наличие выходов известняков небольшой мощности, что придает своеобразие ее почвенному покрову и растительности. Особенно сильно влияние известкового фундамента сказывается в юго-западной части исследованной территории, где значительно уменьшается толщина четвертичных отложений и практически на карбоновых известняках в долине р. Чагоды формируются скрыто-дерновокарбонатные и карбонатные почвы. На остальной части территории преобладают сильно- и среднеподзолистые почвы на бедных флювиогляциальных песках.

Современный рельеф рассматриваемой территории плоско-холмистый с отдельными грядами конечных морен и сравнительно ровными, местами заболоченными участками. Абсолютные высоты 150—180 м. В юго-восточном направлении прослеживается постепенное понижение рельефа, исчезают озы и моренные выступы, усиливается заболачивание.

В соответствии с геоморфологической и почвенной характеристикой территории отличительной особенностью ее растительности является господство сосняков различных типов — преимущественно лишайниковых и зеленомошных. Ельники занимают гораздо меньшие пространства. В понижениях водоразделов преобладают ельники зеленомошных типов, крутые склоны к берегам небольших речек и ручьев заняты высокотравными ельниками, а наиболее интересные смешанные мелколиственно-еловые леса с травяным покровом из видов, обычных для широколиственных лесов (*Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stellaria holostea* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Ajuga reptans* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Ranunculus cassubicus* L., *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie, *V. mirabilis* L.), встречаются на пологих склонах коренного берега р. Чагоды.

Исследованная территория имеет хорошо развитую водную сеть, которая представлена довольно крупными реками (Соминка, Чагода, Шиголка, Тушемелька) и их притоками, а также целой системой озер-старич, самые крупные из которых (озера Вожанское, Забельское и Кожинское) приурочены к древним ложбинам стока, имеют вытянутую форму и окаймлены краевыми ледниковыми образованиями в виде озовых или моренных гряд. Самые длинные озовые гряды, так называемые «свинные хребты», протянулись вдоль правого берега р. Соминки от с. Сомино до оз. Вожанского. Вершины этих естественных песчаных холмов заняты светлыми мохово-лишайниковыми сосняками с примесью ели, а в понижениях между хребтами выходы железистых источников образуют богатые во флористическом отношении заболоченные участки с *Saxifraga hirculus* L., *Stellaria crassifolia* Ehrh., *Sagina nodosa* (L.) Fenzl, *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Listera cordata* (L.) R. Br., *L. ovata* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link, *Carex dioica* L., которые растут на фоне сплошного мохового покрова из видов рода *Mnium* и рода *Sphagnum* с участием *Climacium dendroides*. Подобные ключевые болотца небольшими участками встречаются и по правому берегу р. Чагоды в окрестностях пос. Климово, хотя следует отметить, что для долины р. Чагоды более характерны обширные низинные болота с наличием разреженного древесно-кустарникового яруса из *Betula humilis* Schrank, *B. pubescens* Ehrh., *Salix myrsinifolia* Salisb. и *S. phylicifolia* L., сплошным сфагновым покровом и травяным ярусом, в котором участвуют *Carex diandra* Schrank, *C. dioica*, *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soß, *Stellaria palustris* Retz., *Eriophorum latifolium* Horp, *Pedicularis palustris* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Menyanthes trifoliata* L. На одном из таких болот был найден *Pedicularis sceptrum-carolinum* L.

Бесчисленное количество выходов грунтовых вод на поверхность в виде ключей, источников или подсоски является лишь одной из черт, обуславливающих неповторимое своеобразие этого уголка Ленинградской обл. Близкое залегание известняков в сочетании с холмистым характером местности также вносит свой вклад в разнообразие растительного покрова и иногда придает более «южный» отпечаток его облику. Последнее связано главным образом с обилием склонов, в том числе южной экспозиции, очень хорошо прогреваемых. Так, на сухих, безлесых или с редким древостоем сосны склонах к берегам озер Забельского и Кожинского прекрасно чувствуют себя такие виды, как *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *B. matricariifolium* A. Br. ex Koch, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Thalictrum simplex* L., *Viola rupestris* F. W. Schmidt, *Origanum vulgare* L., *Clinopodium vulgare* L., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *Astragalus danicus* Retz., *Sedum acre* L., *Jovibarba sobolifera* (Sims) Opiz. С близким залеганием известняков под песчаными наносами (Богданова, 1933) связано, по-видимому, и развитие небольших участков березово-сосновых лесов с *Betula pubescens* в первом ярусе, с *Sorbus aucuparia* L., *Lonicera xylosteum* L., *L. pallasii* Ledeb., *Ribes spicatum* Robson в подлеске и с травяным покровом из *Stellaria holostea* L., *S. nemorum* L., *Melica nutans* L., *Milium effusum* L., *Viola riviniana* Reichenb., *V. mirabilis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Campanula persicifolia* L., *Carex digitata* L., *C. rhizina* Blytt ex Lindbl., *Galeobdolon luteum*, *Ajuga reptans*. На опушках таких сосняков по берегам р. Чагоды (вблизи с. Усадище и в районе Варшавского шлюза) нами были обнаружены такие

интересные виды, как *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Crepis praemorsa* (L.) Tausch, *Campanula bononiensis* L., *Dianthus superbus* L., *Stachys officinalis* (L.) Trevis, *Dracocephalum ruyschiana* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz.

Перечень наиболее интересных с флористической точки зрения растительных сообществ исследованной нами территории не будет полным, если не упомянуть встречающиеся вдоль р. Чагоды низкотравные мелкоосоково-разнотравные луга с обилием орхидных: *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Listera ovata*. Травяной покров таких лугов образован большей частью *Carex leporina* L., *C. pallescens* L., *C. capillaris* L., *Briza media* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Chrysaspis spadicea* (L.) Greene, *Campanula patula* L., *C. rotundifolia* L.; нередко встречаются *Gentianella lingulata* (Agardh) Pritchard и *Polygala amarella* Crantz, *Linum catharticum* L. и *Botrychium lunaria* (L.) Sw. На одном из таких лугов в 2 км от с. Озерово была найдена довольно большая популяция *Ophioglossum vulgatum* L., а на небольшом лужке на окраине с. Усадище в травяном покрове преобладает *Carex ornithopoda* Willd. Надо отметить, что луга в долине р. Чагоды обширны и очень разнообразны, хотя на остальной части исследованной территории они занимают небольшие площади. Особое впечатление производят высокотравные пойменные луга вдоль р. Чагоды, на которых господствуют злаки (*Festuca pratensis* Huds., *Dactylis glomerata* L., *Poa palustris* L., *Trisetum sibiricum* Rupr., *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.), дополняемые ярко цветущими *Polygonum bistorta* L., *Veronica longifolia* L., *Valeriana officinalis* L., *Coccyanthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Centaurea phrygia* L., *Polemonium caeruleum* L. Подобные луга встречаются небольшими участками и вдоль р. Соминки. Они заметно беднее по видовому составу, но замечательны из-за смены цветковых аспектов: в конце мая — начале июня мы видели их ярко-желтыми (так обильно цвел *Trollius europaeus* L.), а в июле нежно-розовый цвет им придают крупные соцветия *Polygonum bistorta*.

Всего нами было обнаружено 608 видов дикорастущих высших растений (без мохообразных), относящихся к 95 семействам и 304 родам. Множество видов из состава данной флоры являются редкими или охраняемыми, часть из них впервые приводится нами для юго-восточной части Ленинградской обл. Так как исследованная нами территория располагается на границе двух флористических районов Северо-Запада (Определитель..., 1981), то мы публикуем список видов, которые ранее не указывались ни для Мологского, ни для Тихвинского флористических районов в пределах Ленинградской обл. Для особо редких видов приводится их распространение в Ленинградской, Новгородской и Вологодской областях. Номенклатура таксонов соответствует сводке С. К. Черепанова (1995), сведения о распространении видов по флористическим районам даны в соответствии с «Определителем...» (1981). Виды в списке расположены по алфавиту.

Anthyllis schiwereckii (Ser.) Blocki (*Fabaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, суходольный луг на высоком берегу р. Горюн в районе Варшавского шлюза, 16 VII 1993.¹ Единственное местонахождение. Очень редкий вид для всех трех областей.

Astragalus danicus Retz. (*Fabaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, на склоне к берегу оз. Вожанского, 3 VII 1994. На исследованной территории изредка встречается на опушках сухих травяных боров и на открытых склонах.

Betula humilis Schrank (*Betulaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, низинное ключевое болото на левом берегу р. Чагоды, 25 VI 1994. На исследованной территории довольно часто встречается на низинных ключевых болотах в долине р. Чагоды.

Редкий вид, в Ленинградской обл. отмечался только для Ижорского и Лужского флористических районов, для прилежащих территорий соседних областей не приводится.

¹ В том случае, когда сборы сделаны авторами статьи, фамилии коллекторов не приводятся.

Botrychium matricariifolium A. Br. ex Koch. (*Botrychiaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, склон к берегу оз. Кожинского, на опушке сосново-березового леса, вместе с *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., 27 VI 1994. Единственное местонахождение.

Редкий, охраняемый вид, ранее отмечался только в западной части Ленинградской обл. и Валдайском флористическом районе Новгородской обл. (Определитель..., 1981).

Brachypodium pinnatum (L.) Beauv. (*Poaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, на опушке березово-соснового леса на берегу р. Чагоды, 25 VII 1994, Е. Румянцева, Л. Курбатова. На исследованной территории изредка встречается на опушках травяных сосновых и березово-сосновых лесов по берегам р. Чагоды, р. Горюн, оз. Забельского и др.

Campanula bononiensis L. (*Campanulaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, на опушке сосняка в 2 км от с. Усадище, 26 VII 1994. На исследованной нами территории спорадически встречается на опушках сосновых и березово-сосновых лесов на высоких берегах р. Чагоды на всем протяжении от с. Усадище до устья р. Горюн.

Для Ленинградской обл. ранее не указывался, хотя есть сведения о нахождении вида в Тихвинском р-не (И. В. Черепанов, Е. Ю. Еремеева, устное сообщение). В Вологодской обл. отмечен для Вытегорского и Кирилловского административных районов, в Новгородской — для Мстинского, Мологского и Валдайского флористических районов (Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

Carex atherodes Spreng. (*Cyperaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, в зарослях вдоль южного берега оз. Лутышино, 1 VII 1994, Е. Румянцева. Единственное местонахождение.

Для Ленинградской обл. вид указывается в Вепсовском, Ижорском и Лужском флористических районах, для Новгородской обл. не отмечен, в Вологодской считается редким (Определитель..., 1981; Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

C. rhizina Blytt ex Lindbl. (*Cyperaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, на опушке сосняка по левому берегу р. Тушемельки, 23 V 1994. На исследованной территории довольно часто встречается на опушках сухих хвойных и смешанных лесов по берегам р. Чагоды и р. Тушемельки.

C. pilulifera L. (*Cyperaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, опушка соснового леса на склоне к берегу оз. Кожинского, 28 VI 1994. Единственное местонахождение.

Очень редкий вид, в Ленинградской обл. встречается только в Карельском и Ижорском флористических районах, в Новгородской обл. — в Валдайском флористическом районе, для Вологодской обл. не отмечен (Определитель..., 1981; Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

Chimaphila umbellata (L.) W. Barton. (*Pyrolaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, в сосняке-зеленомошнике на высоком правом берегу р. Чагоды в 2 км от с. Усадище, 30 VI 1994. На исследованной территории изредка встречается в ельниках и сосняках-зеленомошниках.

Cerastium arvense L. (*Caryophyllaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, по краю суходольного луга на высоком левом берегу р. Чагоды в окр. пос. Городок, 12 VII 1994. Единственное местонахождение.

В Ленинградской обл. отмечен для Карельского и Ижорского флористических районов, в Вологодской обл. считается очень редким заносным растением, в Новгородской распространен значительно шире (Определитель..., 1981; Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

Conium maculatum L. (*Apiaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, на территории заброшенного хутора на правом берегу р. Чагоды в районе Варшавского шлюза, 29 VII 1994. Единственное местонахождение.

Crepis praemorsa (L.) Tausch (*Asteraceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, на опушке березово-соснового леса на правом берегу р. Чагоды в 1 км от с. Усадище, 26 VI 1994. Единственное местонахождение.

Очень редкий вид, ранее отмечался только для Ижорского и Лужского флористических районов в пределах Ленинградской обл. Для прилежащих к исследованной территории районов Новгородской (Пестовский и Хвойнинский административные районы) и Вологодской (Чагодощенский р-н) областей не приводится (Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

Galium aparine L. (Rubiaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, в огороде на берегу оз. Горнего, 29 VII 1994. Очень редко, как сорняк в огородах.

G. physocarpum Ledeb. (Rubiaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, в сероольшатнике на берегу оз. Вожанского, 11 VII 1993. Довольно часто в сероольшатниках и зарослях кустарников по берегам озер.

Lithospermum officinale L. (Boraginaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, опушка мелколистственного леса по правому берегу р. Чагоды, 25 VI 1994. Довольно часто на опушках мелколиственных и смешанных лесов в долине р. Чагоды.

Medicago falcata L. (Fabaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, суходольный луг на высоком берегу р. Горюн в окр. Варшавского шлюза, 29 VII 1994. Единственное местонахождение.

Melandrium dioicum (L.) Coss. et Germ. (Caryophyllaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, старое кладбище, 13 VII 1993. На исследованной территории встречается только на старых кладбищах и на местах заброшенных хуторов. По-видимому, следует считать заносным растением.

Myosotis sparsiflora Pohl (Boraginaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н; окр. с. Сомино, берег р. Соминки около плотины, 9 VII 1993. На исследованной территории довольно часто встречается по берегам рек и озер, иногда как сорное на фермах.

Onobrychis arenaria (Kit.) DC. (Fabaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, на склоне к берегу оз. Вожанского, 31 VII 1994. На исследованной территории изредка встречается на опушках сухих травяных боров и на открытых склонах по берегам р. Горюн и оз. Вожанского.

Вид с европейским типом ареала, северо-восточная граница более или менее сплошного распространения которого проходит по Лужскому р-ну Ленинградской обл. (Миняев, 1962). Для Новгородской обл. не отмечался, но отдельные местонахождения известны по берегам р. Сухоны в Вологодской обл. (Орлова, 1993).

Plantago urvillei Opiz (Plantaginaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, обочина лесной дороги на Шульгино, в 8 км от с. Сомино, 16 VII 1993, Е. Румянцева.

Лесостепной евросибирский вид, в Ленинградской обл. известен по ряду местонахождений на Ижорской возвышенности, в окр. г. Ивангорода и на островах Финского залива (Цвелев, Носкова, 1996), в Новгородской обл. распространен достаточно широко, для Вологодской не приводился (Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

Trisetum sibiricum Rupr. (Poaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, высокотравный пойменный луг на левом берегу р. Чагоды, 26 VI 1994. Довольно часто на лугах и опушках смешанных и мелколиственных лесов.

В Ленинградской обл. указывается для Вепсовского и Ижорского флористических районов, в Новгородской обл. известно только одно местонахождение в Валдайском флористическом районе, в Вологодской обл. считается очень редким видом (Определитель..., 1981; Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

Valeriana wolgensis Kazak. (Valerianaceae). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Климово, суходольный луг на берегу р. Чагоды, 12 VII 1994. Довольно часто на лугах, лесных опушках и по берегам рек, особенно р. Чагоды.

Ранее вид указывался только для Вепсовского флористического района Ленинградской обл. и Мологского флористического района Новгородской обл. (Определитель..., 1981; Крупкина, 1987), в Вологодской обл. считается редким видом, распространенным по всей территории области (Орлова, 1993).

Viola hirta L. (*Violaceae*). Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. с. Сомино, в сероолиштаннике на левом берегу р. Горюн в окр. Варшавского шлюза, 12 VII 1993. Единственное местонахождение.

Нахождение вида в Ленинградской обл. указаний нет (Определитель..., 1981), в Новгородской обл. отмечен в Мстинском флористическом районе, в Вологодской обл. считается очень редким (Крупкина, 1987; Орлова, 1993).

Все гербарные образцы хранятся на кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ), дубликаты переданы в ЛЕ.

Авторы выражают свою глубокую благодарность Е. В. Барановой (СПбГУ), под руководством которой выполнялась данная работа, и Санкт-Петербургскому обществу естествоиспытателей, при финансовой поддержке которого осуществлена большая часть полевых исследований. Кроме того, авторы благодарят всех участников полевых работ и выражают свою искреннюю признательность сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Р. В. Камелину, Н. Н. Цвелеву, Г. Ю. Конечной, Л. И. Золкиной, В. В. Никитину за помощь в определении отдельных групп растений и консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баканова И. П., Малаховский Д. Б., Котлукова И. В. Принципы геоморфологического районирования // Геоморфология и четвертичные отложения Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1969. С. 47—112.

Бобров Е. Г. О северной границе дуба в пределах Череповецкой губернии // Изв. ГБС. 1927. Т. 26. Вып. 1. С. 5—11.

Богданова З. А. Карбонатные породы карбонных отложений // Карбонатные породы Ленинградской области, Северного края и Карельской АССР. Л., 1933. Вып. 3. С. 2—12.

Крупкина Л. И. Флора Новгородской области и ее анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 12 с.

Малаховский Д. Б. Развитие рельефа северной части Валдайской возвышенности // Палеогеография четвертичного периода СССР. М., 1951. С. 39—49.

Миняев Н. А. О флоре сосновых боров Лужского района Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1962. Вып. 1. № 3. С. 5—16.

Никишин Р. М. Распределение дуба и его характерных спутников в юго-восточной части Ленинградской области // Учен. зап. Гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1939. Т. 25. С. 41—48.

Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. Л., 1981. 376 с.

Орлова Н. И. Конспект флоры Вологодской области. СПб., 1993. 261 с.

Соколов Н. Н. Почвенно-геоморфологическое районирование Ленинградской области // Сб. работ Центр. музея почвоведения. М.; Л., 1957. Вып. 2. С. 102—111.

Соколова З. О. Отчет по экспедиции в Боровичский и Череповецкий округа летом 1930 года // Изв. ГБС. 1932. Т. 30. Вып. 5. С. 42—46.

Цвелев Н. Н., Носкова М. Г. Флористические находки на острове Нерва и других островах восточной части Финского залива // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 97—103.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 26 XII 1997

SUMMARY

The floristic investigation in the south-east of Leningrad region has been as conducted. The research has been as carried out during 1993—1996. The results of author's botanical investigation are discussed. On the new and rare species far the flora of Leningrad region is reported. The data on the disribution and the habitats of these species are presented.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561 : 582.732 (571.6)

© А. Г. Аблаев, И. В. Васильев

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ТРЕТИЧНЫХ ПЛАТАНАХ (*PLATANACEAE*) ПРИМОРЬЯ

A. G. ABLAEV, I. V. VASSILIEV. ADDITIONAL DATA ON THE TERTIARY PLATANUS SPECIES
(*PLATANACEAE*) OF PRIMORYE

Проведено дополнительное изучение палеогеновых и неогеновых платанов из болотнинской, краскинской, реттиховской и ханкайской флор Южного Приморья. Пересмотрены прежние видовые определения (они отнесены к *Platanus* sp. cf. *integrifolia* и *P. aculeata*) и установлены новые таксоны (*P. aculeata* var. *perfoliata*, *P. austromaritima*).

Наиболее полные сведения о меловых—третичных платанах и платанообразных в свое время привела Е. Ф. Кутузкина (1974), по возможности обобщив все известные сведения о них на территории бывшего СССР. На Дальнем Востоке она установила 4 вида рода *Platanus* палеогенового и неогенового возраста. В последние годы обстоятельное исследование платанов кайнозоя Дальнего Востока (Камчатка, Сахалин, Приморье и Приамурье) провели Н. П. Маслова и Л. И. Фотьянова (1990, 1991). Согласно их наблюдениям, платанов здесь было больше (10 видов, из них 3 вида новые). Многие видовые определения платанов, выполненные предшественниками, отклонены, а в некоторых случаях поставлена под сомнение их родовая принадлежность. Один вид платана палеогенового возраста одновременно описала А. И. Челебаева (Гладенков и др., 1991). Еще два вида платана недавно установил А. Г. Аблаев (Таши и др., 1996).

К настоящему времени для палеогена Дальнего Востока в литературе указываются следующие виды: *Platanus nobilis* Newb., *P. zhuravlevii* Medjulan., *P. acuiloba* Borsuk, *P. iljinskajae* N. Maslova, *P. integrifolia* N. Maslova, *P. mabutii* Oishi et Huz., *P. ussuriensis* Ablaeu, *P. ex gr. basicordata* Budants., *P. basicordata* Budants., *P. asymmetrica* N. Maslova, *P. snatolana* Cheleb., *Platanus* sp.

Первые 6 видов из этого списка характеризуются листьями преимущественно лопастными, у остальных видов листья главным образом цельные или с намечающимися лопастями.

Как следует из анализа стратиграфического распространения платанов, они очень неравномерно распределены во времени: расцвет приходится на палеоцен-эоценовое время (11 видов); в олигоцене флористическая роль платана резко сокращается (*Platanus* sp.). Единственный в неогене вид *P. aculeata* Klimova (Климова, 1988) с едва намечающимися, нечетко выраженными лопастями, ограничивается эпохой миоцена; в плиocene платаны неизвестны. Отсутствуют они и в современной флоре Дальнего Востока.

Безусловно, по мере накопления палеоботанических фактов станет возможным полнее и с большей детальностью проследить развитие рода в историческом плане. Именно под этим углом зрения ниже приводятся дополнительные материалы по третичным платанам из хорошо известных местонахождений растительных остатков на юге Приморья в составе болотнинской, краскинской (иначе хасанской), реттиховской и ханкайской флор, которые по разным причинам длительное время оставались неизученными.

Заметим, что перечисленные флоры изучаются в течение десятилетий, однако до сих пор отсутствует однозначное толкование их возрастных границ и корреляционных связей. Правда, большинством исследователей, и это несомненно важно, разделяется мнение о более древнем возрасте болотнинской флоры по отношению к краскинской и реттиховской, которые в свою очередь сменяются во времени ханкайской.

Изучение систематического состава флоры р. Болотной в окрестностях п. Угловое (толща туфогенных алевролитов и песчаников мощностью около 15 м) позволило установить в ней остатки платана, определенных как *P. lineariloba* Kolak. и *P. platanifolia* (Ettingsh.). Е. Knobloch (Аблаев, 1978: 165, табл. 5, соответственно фиг. 2 и 7, sine descr.).

По А. С. Кундышеву и Т. И. Петренко (1987), в сложении болотнинской флоры принимают участие *P. newberryana* Heer, *P. platanifolia*, *P. ex gr. aceroides* Goerrp. (приводятся в списке видов); подчеркивается их самое высокое содержание в тафофлоре (12 %). М. А. Ахметьев (1993) открыл в болотнинской флоре только *P. ex gr. guillelmae* Goerrp. (приводятся в списке видов); к числу доминантов отнесены другие представители цветковых растений, а именно каштан, дзельква, алангум.

Названные исследователи рассматривают болотнинскую флору как позднэоценовую или переходную от эоцена к олигоцену. В настоящее время болотнинская флора датируется средним—поздним эоценом; флороносные слои рассматриваются в составе угловской свиты (Решения..., 1994).

Вид *P. platanifolia* А. Г. Аблаев и И. В. Васильев (Аблаев и др., 1993, 1994; Аблаев, Васильев, 1994) определили во флорах Краскино (окрестности пос. Шахтерский; Краскинская угленосная впадина; глинисто-туфитовая толща, до 300 м мощности), Реттиховки (окрестности с. Реттиховка; Реттиховская угленосная впадина; туфо-диатомитовый горизонт в составе павловской свиты, до 185 м мощности) и Ханки (береговые обрывы западного побережья оз. Ханка; туфо-диатомитовые слои с *Fagus hankaica*, иначе ханкайские слои, в составе павловской свиты, до 300 м мощности). Эти находки переопределены в настоящей работе как *P. aculeata* Klimova.

По данным наших наблюдений, эти флоры датируются миоценом: краскинская и реттиховская — средним миоценом, во всяком случае, не древнее конца раннего миоцена, тогда как ханкайская — поздним миоценом. Однако эта точка зрения разделяется не всеми: имеются высказывания о палеогеновом возрасте краскинской и реттиховской флор (Tanai, Uemura, 1983, 1994; Громова, 1984). Особенно серьезно исследователи расходятся в оценке возраста краскинской флоры: многие геологи и биостратиграфы относят ее к олигоцену (Геология СССР..., 1969; Решения..., 1982, 1994); если же стать на позиции Масловой и Фотьяновой (1990, 1991), то краскинская флора, в связи с определением в ее составе *P. mabutii*, должна находиться на уровне эоцена.

На основе более полного анализа имеющихся данных о третичных платанах Дальнего Востока мы смогли сделать поправки в своих прежних определениях и одновременно расширить сведения о видовом разнообразии платанов Приморья. В их составе установлены *Platanus* sp. cf. *integrifolia* (болотнинская флора), *P. aculeata* (болотнинская, краскинская и реттиховская флоры), новый вид *P. austromaritima* Ablaev et Ig. Vassiliev sp. nov. (краскинская и ханкайская флоры) и новая разновидность *P. aculeata* Klimova var. *perfoliata* Ablaev et Ig. Vassiliev var. nov. (краскинская флора). При повторном изучении коллекций не подтвердилось наличие в составе обсуждаемых флор *P. lineariloba* и *P. platanifolia*; также не подтвердилось присутствие в краскинской флоре *P. mabutii*, о чем мы в свое время высказывались (Аблаев и др., 1993).

Коллекции № 638 (болотнинская флора), № 650 (реттиховская флора), № 655 (краскинская флора) и № 672 (ханкайская флора) хранятся в Тихоокеанском океанологическом институте (ТОИ) ДВО РАН (г. Владивосток).

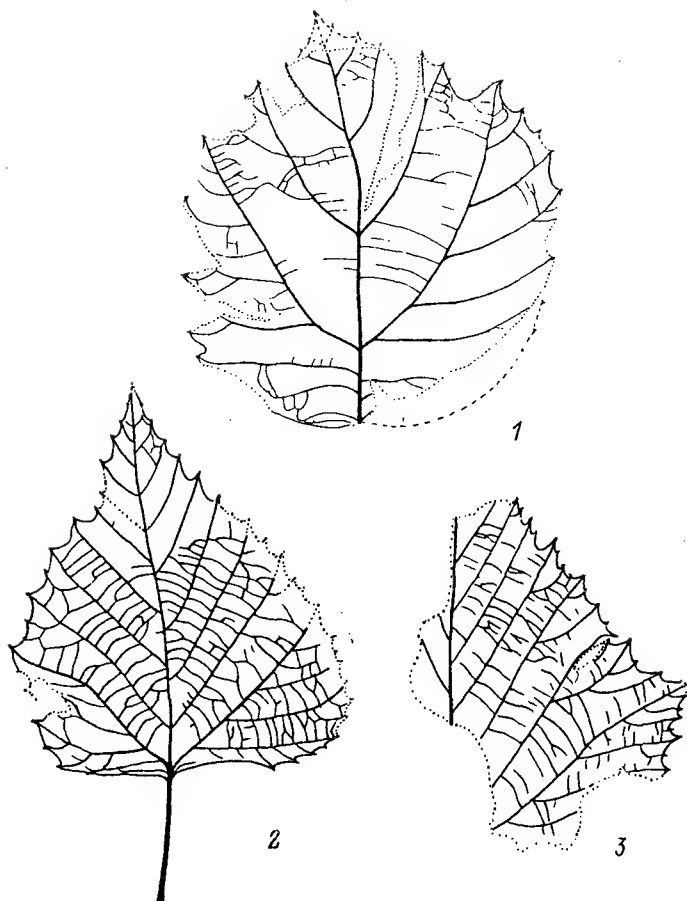


Рис. 1. *Platanus* sp. cf. *integrifolia* (1) и *P. aculeata* (2, 3).

1 — отп. 16, кол. № 638, средний—верхний эоцен, р. Болотная; 2, 3 — отп. 92 и 186, кол. № 655, средний миоцен, Краскино.

Platanus sp. cf. *integrifolia* N. Maslova
(табл. I, 1; рис. 1, 1)

Голотип: отпечаток листа, экз. 17/22, кол. № 4257, ПИН РАН, г. Москва; бухта между мысами Ребро и Геткилнин; верхняя половина нерасчлененных камчикской и ткаправаямской свит; верхний палеоцен—нижний эоцен: Маслова, Фотьянова, 1990: 704, рис. 1, 1/; рис. 4; табл. 2, 2—4.

Материал. Экз. 16, кол. № 638, ТОИ ДВО РАН, г. Владивосток; глиняный карьер в долине р. Болотная, в 4 км к северу-западу от ж.-д. станции Угловое. Единственный образец с обломанной верхушкой и стертым на большей части краем из болотинского местонахождения растительных остатков.

Примечание. Сходен формой листа, наличием едва намечающихся боковых лопастей с видом *Platanus integrifolia*, описанным из позднего палеоцена—раннего эоцена северо-западной Камчатки (Маслова, Фотьянова, 1990, 1991). Особенностью изометрического листа (7.7—9.0 см дл. и 7.3 см шир.) из Приморья является меньшее число вторичных жилок (5—6 пар) и большее число инфрабазальных (3 пары), из которых верхняя пара жилок сильно развита, разветвлена вблизи края, отсылая одно из ответвлений в зубец; базальная пара дуговидно изогнутых жилок отстоит от основания пластинки на расстояние 14 мм.

Местонахождение. Средний—верхний эоцен Южного Приморья (толща туфогенных алевролитов и песчаников р. Болотной).

Platanus aculeata Klimova
(табл. I, 2, 3; табл. II, 1; рис. 1, 2, 3)

P. aculeata: Климова, 1988: 98, табл. 8, фиг. 1, 2; Маслова, Фотьянова, 1991, рис. 2, 18. — *P. platanifolia* auct. поп Knobloch: Аблаев, 1978: 81, табл. 5, фиг. 4 (sine descr.).

Голотип: экз. 66/731, музей ППГО, г. Владивосток; бас. р. Амгу, водораздел рек Правая Гранатовая и Щербатовка, гранатовая толща, нижний—средний миоцен: Климова, 1988: 97, табл. 8, фиг. 1, рис. 1, а.

Материал. Экз. 4, кол. № 638, экз. 108, кол. № 650, экз. 92 и 186, кол. № 655, ТОИ ДВО РАН, г. Владивосток. Отпечатки листьев разной степени сохранности: лист без верхушки, обломана правая сторона и стерт край на его большей части из болотнинского местонахождения; нижняя половина листа из реттиховского местонахождения (образец утерян); два листа (один почти неповрежденный, другой фрагментарный) из краскинского местонахождения.

Примечание. Вид, по Р. С. Климовой (1988), объединяет разные по величине (4.7—13.0 × 4—10 см) и форме (широкоокруглые/широкоромбические цельные или с намечающимися лопастями) листья, с заостренной верхушкой и ширококлиновидным, срезанным или сердцевидным основанием, выемчато-зубчатым краем (зубцы, заканчивающиеся шипиком, небольшие, по 2—5 на вторичную жилку в нижней части лопасти). Обнаруженные несколько отпечатков листьев из болотнинского (табл. II, 1), краскинского (табл. I, 2, 3) и реттиховского местонахождений отнесены к данному виду с большой долей уверенности. Более совершенны в морфологическом плане листья платана из краскинского тафоценоза: из них лист, изображенный на табл. I, 2, почти идентичен типовому экземпляру.

Местонахождение. Приморье; средний—верхний эоцен (толща туфогенных алевролитов и песчаников р. Болотной), нижний—средний миоцен (максимовская, кизинская и возновская свиты, гранатовая толща бас. р. Амгу, глинисто-туффовая толща Краскино и туфо-диатомитовый горизонт Реттиховки).

Platanus aculeata Klimova var. *perfoliata* Ablaeu et Ig. Vassiliev var. nov.
(табл. II, 2, 3; рис. 2, 1)

Pierced trilobate leaf of isodiametric shape 9 × 10 cm across with a protruding broad triangular central lobe and small pointed lateral lobes, a slightly emarginate base and a regularly emarginate-denticulate (except the base proper) margin.

Holotype: POI, N 655/92a, Russian Far East, Vladivostok, environs of the Shakhterskiy settlement (a quarry); argillo-tuffaceous, Middle Miocene.

Пронзенный 3-лопастный лист изодиаметричной формы 9 × 10 см в поперечнике с выдающейся широкотреугольной центральной лопастью и небольшими остроконечными латеральными лопастями, слабовыемчатым основанием и равномерно мелкозубчато-выемчатым (за исключением самого основания) краем, с 2—3 зубчиками на одну вторичную жилку в основании центральной лопасти.

Голотип: экз. 92а, кол. № 655, ТОИ ДВО РАН, г. Владивосток; юго-запад Приморья, окрестности пос. Шахтерский, в 4 км северо-западнее с. Краскино; глинисто-туффовая толща, средний миоцен.

Материал. Голотип (обломана частично центральная лопасть, на отдельных участках стерт край).

Примечание. По многим морфологическим признакам лист сходен с типичными листьями *P. aculeata*, но отличается наличием явно выраженных неглубоких лопастей и пронзенным основанием. В известной степени сближается с *P. snatolana*, описанным А. И. Челебаевой (Гладенков и др., 1991) из эоцена Точилинского разреза

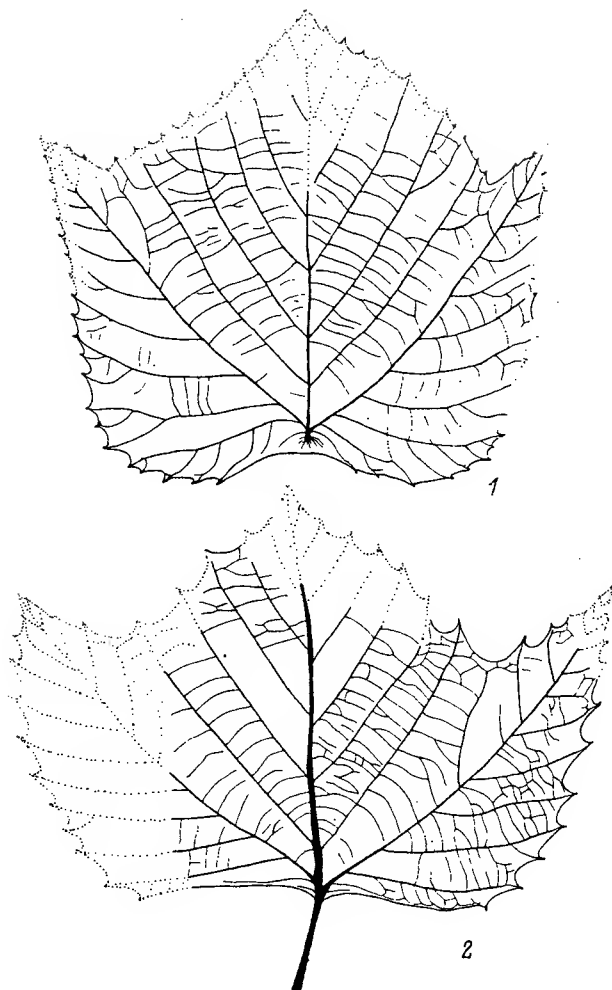


Рис. 2. Голотипы *Platanus aculeata* var. *perfoliata* (1) и *P. austromaritima* (2).
1 — отп. 92а и 2 — отп. 18; оба из кол. № 655, средний миоцен, Краскино.

Западной Камчатки, который отличается развитым у отдельных экземпляров щитком, рассеченным на несколько (?) узких лопастей, менее упорядоченным размещением вторичных жилок, меньшим числом последних (5—6 пар), но большим числом зубчиков (2—6) по краю между зубцами, принимающими окончания вторичных жилок. Другой вид *P. tabutii*, открытый из эоцена Сахалина и Хоккайдо (Oishi, Huzioka, 1943), имеет выемчатое или усеченное основание, расставленно-зубчатый край, меньшую разветвленность вторичных жилок. Достаточно полное описание вида *P. tabutii* приводится в работе Масловой и Фотьяновой (1990).

Местонахождение. Юго-запад Приморья, окрестности пос. Шахтерский, в 4 км северо-западнее с. Краскино; глинисто-туффовая толща Краскино, средний миоцен.

Platanus platanifolia auct. non Knobloch: Аблаев, 1978: 89, табл. 17, фиг. 2 (sine descr.); Аблаев и др., 1994: 104, табл. 2, фиг. 6.

Leaves 9—10 cm long, 9—12 cm wide, trilobate with a truncated base, slightly running down onto the petiole. Margins irregularly emarginate-dentate, whole at the base. Central lobe broad triangular to 7 cm wide at the base; lateral lobes narrow triangular, 2.5 cm wide at the base. The lowermost fine pair of basal veins extends along the leaf margin, forming a looped junction with tertiary veins extending from secondary veins located above. The first large pair of basal veins extends from the base at an angle of 55—60°, gradually curving upwards and reaching 2/3 of blade length. Several branches extend from veins, mostly terminating in the margin dents.

Holotype: POI, N 655/18, Russian Far East, Vladivostok, environs of the Shakhterskiy settlement (a quarry); argillo-tuffaceous body, Middle Miocene.

Листья 9—10 см дл., 8—12 см шир., лопатные, со слегка выемчатым основанием. Край неравномерно выемчато-зубчатый, в основании — цельный. Центральная лопасть широкотреугольная, до 7 см шир. у основания, боковые лопасти узкоотреугольные, 2.5 см шир. в основании. Самая нижняя тонкая пара базальных жилок проходит вдоль края листа, образуя петлевидные соединения с третичными жилками, отходящими от вышерасположенных вторичных жилок. Первая крупная пара базальных жилок отстоит на 0.5 см выше основания и отходит под углом 55—60°, постепенно изгибаясь кверху, достигая 2/3 длины пластинки. От них отходит к краю около 10 ответвлений, заканчивающихся в зубах края.

Голотип: экз. 18, кол. № 655, ТОИ ДВО РАН, г. Владивосток; юго-запад Приморья, окрестности пос. Шахтерский, в 4 км северо-западнее с. Краскино; глинисто-туффовая толща, средний миоцен.

Материал. Экз. 18, кол. № 655, экз. 65, кол. № 672а, ТОИ ДВО РАН, г. Владивосток. В коллекции 2 отпечатка листа, сохранившиеся неполно. Из них менее поврежден типовой экземпляр из краскинского местонахождения (частично обломаны центральная и боковая лопасти); у образца с Ханки обломаны верхушки лопастей.

О п и с а н и е. Отпечаток листа из краскинского захоронения несколько вытянутый в ширину, 8 см дл. и 12 см шир. (сохранившаяся часть 7 × 11 см), 3-лопастный, со слегка выемчатым основанием, в центре клиновидно оттянутым (табл. I, 4; рис. 1, 2). Край неравномерно выемчато-зубчатый, в основании цельный. Выделяется центральная широкотреугольная лопасть, достигающая у основания 7 см шир., которая заканчивается, по всей видимости, коротко заостренной верхушкой. Боковые лопасти узкоотреугольные, 2.5 см шир. в основании и, вероятно, около 2.5—3.0 см дл. Супротивная пара базальных жилок отходит на 0.5 см выше основания пластинки под углом 55—60°, по мере приближения к краю дуговидно изгибается. Жилки с обеих сторон отсылают ряд ответвлений, заканчивающихся, за немногим исключением, в зубах края. Ответвления многочисленны с базископической стороны (свыше 10), акроскопических жилок меньше (не более 7—8). Менее развито самое нижнее ответвление базископического ряда, хотя жилка явно выражена, прослеживается далеко вдоль края, образуя петлевидные соединения с третичными жилками вышерасположенных вторичных жилок. Остальные ответвления этого же ряда слегка изогнутые, утолщенные; из них второе и третье снизу ответвления в свою очередь отсылают снизу единичные укороченные веточки, оканчивающиеся в приостренных зубах. Ниже базальной пары наблюдается еще одна пара слабых укороченных жилок. Вторичные жилки (сохранилось 5 попарно сближенных жилок; их число, очевидно, не выше 8—9) размещены на средней жилке довольно равномерно, параллельны между собой, отходят под углом 40°, заканчиваются в заостренных достаточно высоких зубах. Зубцы треугольные, с верхушкой, заканчивающейся заостренным

¹ Название вида — от лат. *australis* et *maritimus* — южноприморский.

шипиком, примерно равновеликие, за исключением зубцов, находящихся ближе к основанию, — здесь они менее выдаются. Зубчатость появляется с окончания второй снизу пары вторичных жилок базископического ряда базальных жилок. Промежутки между зубцами выемчатые. Мелкая полигональная сеть, образованная жилками высокого порядка, менее выразительна. Черешок утолщенный, свыше 2 см дл. С краскинским листом полностью сближается длинночерешковый (более 2.2 см дл.) 3-лопастный лист с Ханки (табл. 1, 5), он лишь чуть мельче.

Примечание. Близкие виды нам не известны, хотя некоторое сходство скрывается с платанами Дальнего Востока, до недавнего времени относимыми к *Platanus aceroides* Goerpp., открытому Геппертом еще в середине прошлого столетия из сармата Польши и впоследствии переведенного Э. Кноблохом в синонимику *P. platanifolia* (подробно изложено Е. Ф. Кутузкиной (1974)). Речь идет прежде всего о *P. aceroides*, установленном в составе японских миоценовых флор Каминокуни и Камаями (Tanai, Suzuki, 1963); судя по приложенному изображению (без сопровождающего описания), его лист характеризуется двоякозубчатым краем — крупные неравнобокие зубцы чередуются с мелкими зубчиками, которые развиты по краю в интервале между окончаниями вторичных жилок, тогда как на приморском образце край в этом интервале лишен зубчиков; зубцы расставлены неравномерно, более того, основание листа слегка сердцевидное.

Местонахождение. Южное Приморье. Окрестности пос. Шахтерский, в 4 км северо-западнее с. Краскино; глинисто-туффовая толща, средний миоцен. Береговые обнажения западного побережья оз. Ханка, в 5 км севернее пос. Новокачалипск; ханкайские слои, верхний миоцен.

Изложенный материал дает полное основание говорить о большом видовом разнообразии платанов в составе растительности Приморья в третичное время. Их действительно больше в палеогене, но они не единичны, как это сейчас утверждается, в неогене. Во всяком случае, в эпоху миоцена платаны играли значительную роль в сложении растительных сообществ. При этом их видовое разнообразие сочеталось с внешним морфологическим разнообразием, о чем может свидетельствовать, в частности, обнаружение листьев с пельтатным основанием, которые в неогеновых растительных комплексах до настоящего времени не были известны.

Список видов платанов Приморья может увеличиться, если в дальнейшем подтвердится мнение Т. Tanai (1983) о наличии в составе реттиховской флоры *P. bendirei* (Lesq.) Wolfe, обычного в миоценовых флорах запада США, включая Аляску (Wolfe, 1972). В связи с проведенной им ревизией вымерших кленов Восточной Азии он указал на ошибочное отнесение крупного 3-лопастного листа, обнаруженного в реттиховском захоронении, к роду *Acer* (Шмидт, 1975). Речь идет о *A. retticlavatum* Ablaev et I. Schmidt, который, на наш взгляд, вряд ли может быть полностью отождествлен с миоценовым североамериканским видом. К сожалению, единственный образец утерян, поэтому уточнить некоторые морфологические особенности, в том числе особенности мелкого жилкования, невозможно. Для уточнения систематического положения этого вида нужны повторные палеоботанические сборы.

Авторы выражают глубокую признательность Л. Ю. Будапцеву и И. А. Ильинской, просмотревшим рукопись и сделавшим ряд ценных замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Геология и история флор побережий Японского моря (меловое и третичное время). М., 1978. 192 с.

Аблаев А. Г., Син Ен У, Васильев И. В., Лю Зин Му. Миоцен севера Корей и юга Приморья (слои с *Engelhardia*). Владивосток, 1993. 139 с.

Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 150 с.

Аблаев А. Г., Васильев И. В. Итоги изучения краскинской флоры Юго-Западного Приморья // Палеонтол. журн. 1994. № 1. С. 133—137.

- Ахметьев М. А. Фитостратиграфия континентальных отложений палеогена и миоцена внетропической Азии. М., 1993. 143 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 475).
- Геология СССР. Т. 32. Приморский край. Ч. 1. Геологическое описание. М., 1969. 695 с.
- Гладенков Ю. Б., Синельникова В. Н., Шанцер А. Е. и др. Эоцен Западной Камчатки. М., 1991. 184 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 467).
- Громова Н. С. Палинологическая характеристика угленосной толщи кайнозойского разреза Реттиховки (Южное Приморье) // Споры и пыльца в отложениях фанерозоя. Л., 1984. С. 94—101. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. С. Т. 327).
- Климова Р. С. Некоторые представители теплолюбивых растений из миоцена Приморского края // Палеонтол. журн. 1988. № 1. С. 92—99.
- Кундышев А. С., Петренко Т. И. О возрасте болотнинской ископаемой флоры Южного Приморья // Палинология Востока СССР. Владивосток, 1987. С. 53—59.
- Кузюкина Е. Ф. *Platanus* L. // Ископаемые цветковые растения. М.; Л., 1974. Т. 1. С. 133—142.
- Маслова Н. П., Фотьянова Л. И. Ревизия *Platanus tabutii* (*Platanaceae*) и новые виды палеогеновых платанов Дальнего Востока // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 699—706.
- Маслова Н. П., Фотьянова Л. И. Род *Platanus* (*Platanaceae*) в кайнозое Дальневосточного региона // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 173—184.
- Решения Третьего межведомственного стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Дальнего Востока СССР (Владивосток, 1978 г.): объяснительная записка к стратиграфическим схемам, принятым Межведомств. стратигр. комитетом СССР 14 мая 1979 г. Магадан, 1982. 182 с.
- Решения Четвертого межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья (Хабаровск, 1990 г.): объяснительная записка к стратиграфическим схемам. Хабаровск, 1994. 124 с.
- Тащи С. М., Аблаев А. Г., Мельников Н. Г. Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. Владивосток, 1996. 186 с.
- Шмидт И. Н. Новые данные о реттиховской флоре Западного Приморья // Матер. по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 49—52.
- Oishi S., Huzioka K. On the Tertiary *Platanus* from Hokkaido and Karahuto // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1943. Ser. IV. Vol. 7. N 1. P. 103—115.
- Tanai T. Revisions of Tertiary *Acer* from East Asia // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1983. Ser. IV. Vol. 20. N 4. P. 291—390.
- Tanai T., Suzuki N. Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. Tertiary floras of Japan. 1. Miocene floras // Collab. Assoc. Commem. 80th Anniv. Geol. Surv. Japan. Tokyo, 1963. P. 9—149.
- Tanai T., Uemura K. *Engelhardia* fruits from the Tertiary of Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1983. Ser. IV. Vol. 20. N 2-3. P. 249—260.
- Tanai T., Uemura K. Lobed oak phytogeography of the Northern hemisphere // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. N. S. 1994. N 173. P. 343—365.
- Wolfe J. A. An interpretation of Alaskan Tertiary floras // Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam, 1972. P. 201—233.

Тихоокеанский океанологический
институт ДВО РАН
Владивосток
Всероссийский геологический
институт им. А. П. Карпинского
Санкт-Петербург

Получено 22 IV 1997

SUMMARY

Repeated study of the *Platanus* species within the Tertiary floras (Bolotninskaya, Kraskinskaya, Retikhovskaya and Khankayskaya floras) of south Primorye has been carried out. Four species have been identified, the two of them are known from Far East (*Platanus* sp. cf. *integriifolia*, *P. aculeata*) and the other two (*P. aculeata* var. *perfoliata*, *P. austromaritima*) are new for the Middle Miocene Kraskinskaya flora.

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *LINARIA* (*SCROPHULARIACEAE*). I. СЕКЦИЯ *LINARIA*

G. L. MENITSKY. CONSPECTUS OF CAUCASIAN *LINARIA* SPECIES (*SCROPHULARIACEAE*).
I. SECTOR *LINARIA*

Приведен критический конспект кавказских видов *Linaria* с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа и ключом для определения видов по форме, принятой для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991), по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова. В первой части работы даются ключ для определения видов и конспект 11 видов секции *Linaria*. Обсуждаются новые системы рода, опубликованные за 2 последних десятилетия.

В связи с таксономической сложностью рода *Linaria* Mill. создание его общепризнанной системы еще далеко от завершения. Принятый в настоящее время объем рода соответствует установленной E. Chavannes (1833) секции *Linariastrum* Chav.; остальные его секции — *Cymbalaria* (Hill) Chav., *Chaenorhinum* DC., *Elatinoides* Chav. — рассматриваются сейчас в качестве самостоятельных родов.

Chavannes (1833) разделил секцию *Linariastrum* в аналитическом ключе на 5 групп по размерам и расположению листьев и цветков, не дав этим группам формальных названий, и указал на связь между общим морфологическим планом строения растений и морфологией семян, считая первой основой классификации крупных подразделений секции, а строение семян — признаком, позволяющим проводить ее детальное подразделение. Здесь следует сразу отметить, что первые описания семян были весьма поверхностными, касающимися главным образом внешней формы (дисковидные крылатые, трехгранные, или вальковатые — почковидные) и почти не затрагивали признаков скульптуры спермодермы.

G. Bentham (1846) в основном принял построение Chavannes, хотя несколько изменил их и детализировал, а также дал названия выделенным им группам (в ранге «§» — подсекций), в которых иногда даются более дробные подразделения («*» и «**»). Всего в секции *Linariastrum* Bentham выделил 7 подсекций, позднее преобразованных R. Wettstein (1891) в секции.

Первые две подсекции (§ 1. *Grandes* Benth. и § 2. *Speciosae* Benth.) включают многолетние травы, без стерильных побегов с мутовчатыми листьями, характеризующиеся крупными желтыми венчиками, высокими прямостоячими побегами и семенами дисковидными крылатыми у § *Grandes* и трехгранными у § *Speciosae*. Виды остальных подсекций — это преимущественно однолетние травы с голубыми, беловатыми, синими, реже — желтыми цветками, способные развивать у основания стеблей стерильные побеги с мутовчато расположенными листьями; кроме того, большинство этих видов имеет мутовчатые листья в основании генеративных побегов. Дальнейшее подразделение этой группы основано на характере роста: выделены 2 подсекции, виды которых имеют прямостоячие побеги (§ 3. *Versicolores* Benth. — с крупными цветками, § 5. *Minutiflorae* Benth. — с очень мелкими цветками, вальковатыми или трехгранными семенами), и 2 подсекции, виды которых имеют распростертые или приподнимающиеся генеративные побеги (§ 6. *Supinae* Benth. — с дисковидными семенами и § 7. *Diffusae* Benth. — с эллипсоидальными или почковидными семенами); последние подразделяются далее на 2 группы по ширине листьев (* *Latifoliae* и ** *Angustifoliae*).

Система Bentham, естественно, нуждалась в последующих уточнениях и корректировках, но в целом она являлась одной из лучших и наиболее детально разработанных систем рода, не потерявшей значения до настоящего времени. Ее принимали Wettstein (1891), поднявший ранг подсекций Bentham до секционного, Л. А. Куприянова (1950, 1955), использовавшая ее для обработки рода во «Флоре СССР» и детализировавшая ее до рядов (к сожалению, не действительно обнародованных), B. Valdes (1970) и J. Viano (1978a, b), описавшие ряд новых секций (в том числе и из пампечных Bentham безранговых подразделений его подсекций), Л. А. Иванова (1981) в обработке рода для «Флоры европейской части СССР», М. Капанадзе (1988)

в обзоре льнянок Кавказа и, в значительной части, D. Sutton (1988), монограф трибы *Antirrhineae*.

Однако система Bentham не является общепризнанной. E. Boissier (1879) не признал построений Bentham и его предшественника Chavannes; он разделил секцию *Linariastrum* (= *Linaria* Mill.) только на 2 весьма гетерогенные группы (подсекции) по структуре семян — дисковидных крылатых (§ 1. *Discoideae* Boiss.) и продолговатых бескрылых (§ 2. *Oblongae* Boiss.) Не приняли систему Bentham и многие кавказские ботаники — они в своих региональных обработках или игнорировали секционные подразделения рода (Кемулярия-Натадзе, 1952; Карягин, 1957; Габриэлян, 1986, 1987), или принимали подразделения Boissier в ранге секций: sect. *Linaria* и sect. *Oblongae* (Boiss.) Grossh. ex Kem.-Nath. (Кемулярия-Натадзе, 1967). Отказались признать систему Bentham и авторы обработки рода для издания «Flora Europaea» (Chater et al., 1972: 226), сославшись на то, что «секции, на которые род традиционно разделялся, неудовлетворительны, и мы предпочли сделать одно подразделение, основанное на характере семян», т. е. использовали схему Boissier, по которой и разделили европейские виды на 2 весьма гетерогенные группы, включающие 31 и 39 видов соответственно. Так же поступил и P. H. Davis (1978b) в обработке рода для флоры Турции, разделив турецких представителей рода на 2 филогенетические гетерогенные безранговые группы *Oblongae* (11 видов) и *Discoideae* (9 видов).

Из известных нам новых систем рода следует отметить системы Viano (1978a, b) для западно-средиземноморских видов и систему Sutton (1988) — монографа трибы *Antirrhineae*.

Viano разделила виды льнянок с бескрылыми семенами на секции *Versicolores* (Benth.) Wettst., *Elegantes* Viano, *Bipunctatae* Viano, *Diffusae* (Benth.) Wettst., *Speciosae* (Benth.) Wettst. и *Repentes* Valdes, из которых *Versicolores*, *Diffusae* и *Speciosae* соответствуют аналогичным подсекциям Bentham а *Elegantes*, *Bipunctatae* и *Repentes*, ранее описанная Valdes (1970) в местном испанском издании, являются новыми.

Секция *Elegantes*, представленная однолетниками с прямыми или восходящими стеблями и крупными (17—25 мм дл.) фиолетовыми цветками с длинной шпорой, трехгранными мелкими семенами с тонкобугорчатой поверхностью, имеет редкую в трибе особенность — утолщение на конце рыльца. Секция *Bipunctatae* представлена видами с дисковидными, но бескрылыми семенами, а секция *Repentes*, выделенная из безранговой и безымянной группы «***» с цельными рыльцами подсекции *Versicolores* Benth., включает в себя многолетние виды со сравнительно мелкими цветками, шаровидными коробочками, крупными трехгранными семенами, сходными с таковыми секции *Speciosae*.

В работе Viano (1978a, b) правильно была подчеркнута диагностическая важность поперечно-морщинистой структуры поверхности семян («boutelets transversaux») видов секции *Versicolores*, а также указаны карпологические различия внешне сходных семян секций *Repentes* и *Speciosae* (у видов первой мелкие бугорки на поверхности спермодермы образуют сеть, а у второй крупные бугорчатые образования ограничивают альвеолы, что, однако, справедливо только для западно-средиземноморских видов — несомненно, принадлежащие к секции *Repentes* *L. nissana*, *L. rubioides*, *L. nivea* и *L. purpurea* на нашем материале также обнаруживали альвеолярные структуры).

Sutton (1988) в своей монографии трибы *Antirrhineae* уделил большое внимание морфологии семян ее представителей, в частности провел электронно-микроскопическое исследование спермодермы на сканирующем электронном микроскопе, выяснив характерные признаки ее скульптуры. Построенная им система имеет в результате этого заметный карпологический оттенок, иногда в ущерб другим морфологическим особенностям растений. Надвидовые таксоны Bentham (не только подсекции *Grandes*, *Speciosae* и *Supinae*, но и ранее разделявшиеся только по макроморфологическим признакам *Versicolores* и *Diffusae*) получили хорошее карпологическое подтверждение; вместе с тем Sutton объединил некоторые надвидовые таксоны, имеющие слабые карпологические различия.

Секция *Arvenses* (Benth.) Wettst. объединена им на основании карпологического сходства с секцией *Supinae*, секция *Minutiflorae* (Benth.) Kuprian. — с *Diffusae*. Секция *Elegantes* Viano помещена им (из-за наличия утолщенных рылец) в качестве подсекции в секцию *Versicolores* (но структура спермодермы, видимая на его фотографиях, не позволяет поддерживать объединения этих видов с видами данной секции; скорее альвеолярные образования на поверхности семян секции *Elegantes* требуют отнесения ее к секции *Diffusae*); секция *Bipunctatae* Viano отнесена в качестве подсекции к секции однолетних видов с дисковидными семенами *Supinae*;

объединены на основании сходства семян секция *Repentis* с секцией *Speciosae* при полном игнорировании признаков макроморфологии.

В системе рода *Linaria* им приняты следующие секции (Sutton, 1988): *Linaria*, *Speciosae* (Benth.) Wettst., *Diffusae* (Benth.) Wettst., *Supinae* (Benth.) Wettst. (с подсекциями *Supinae* Benth., *Saxatiles* Valdes и *Trimerocalyx* (Murb.) D. A. Sutton), *Pelisserianae* Valdes, *Versicolores* (Benth.) Wettst. (с подсекциями *Versicolores* Benth. и *Elegantes* (Viano) D. A. Sutton) и *Macrocentron* D. A. Sutton.

В целом, за немногими исключениями, предложенный Sutton (1988) вариант системы рода представляется нам достаточно обоснованным; все виды и надвидовые таксоны типифицированы, представлена их полная синонимика, а также списки просмотренных образцов. С небольшими изменениями, оговоренными в тексте, мы следуем ей в нашем обзоре кавказских льнянок.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Многолетники 2
- Однолетники с голубыми, синими, беловатыми и очень редко (*L. simplex*) с желтыми цветками, мутовчатыми у основания стебля листьями и часто со стерильными побегами с мутовчатыми листьями 19
2. Цветки (за исключением *L. schirvanica*) желтые; стерильные побеги у основания стеблей с очередными листьями и сходны с генеративными побегами; семена дисковидные, окаймленные или трехгранные с острыми или узко окаймленными гранями 3
- Цветки бледно-фиолетовые или лиловые, 7—11 мм дл.; стерильные побеги с мутовчатыми листьями; листья генеративных побегов узколинейные или линейно-нитевидные, многочисленные по всему стеблю и скученные у основания стеблей; доли чашечки пленчато окаймленные, острые; верхняя губа венчика почти вдвое длиннее нижней, до середины двухраздельная; шпора короче трубки; семена трехгранные с острыми гранями 1.0—1.5 мм дл. (sect. *Repentis*) 17. *L. corifolia* Desf.
3. Доли чашечки по краям пленчатые или утоньшенные (по крайней мере в нижней части), часто снаружи или изнутри опушенные, или железистые, по цвету и консистенции отличающиеся от листьев и прицветников; семена дисковидные, пленчато окаймленные снаружи (sect. *Linaria*) 4
- Доли чашечки травянистые, сверху зеленые, сходные с прицветниками, совершенно голые с обеих сторон (за исключением гибридов), по краям гладкие (не бывают мелкожелезистыми); семена трехгранные остроребристые с узко окаймленными ребрами (sect. *Speciosae*) 15
4. Листья от ланцетных и продолговатых до яйцевидно-ланцетных 5
- Листья от линейно-ланцетных до нитевидных 7
5. Листья от широколанцетных до яйцевидно-ланцетных, с (3)5—9 жилками; чашечки густо мохнато опушенные, ассиметричные с ланцетными верхними и яйцевидными нижними лопастями; адаксиальная лопасть чашечки в 1.5 раза длиннее абаксиальной; венчики 25—35 мм дл. со шпорой 10—15 мм дл.; диск семян бугорчатый (subsect. *Pyramidales*) 11. *L. pyramidalis* (Lam.) Spreng.
- Листья ланцетные или продолговатые с 1—3(5) жилками; цветки менее крупные; доли чашечки почти равные; опушение никогда полностью не скрывает чашечку ... 6
6. Растения 30—60 см выс., с прямостоячими стеблями; листья от широко- до узколанцетных (редко линейные), серо-зеленые с 1—3(5) жилками, 3—6 см дл., (0.5)1.0—1.5 см шир.; стебли серые, голые; цветоножки железистые; доли чашечки ланцетные, по краям перепончатые, сверху и по краям в различной степени опушенные; соцветие метельчатое, реже почти колосовидное или в виде простой сжатой кисти; диск семян бугорчатый или гладкий 4. *L. kurdica* Boiss. et Hohen. aggr.

- Растения 10—20(30) см выс. с многочисленными приподнимающимися стеблями и короткими колосовидными кистями; листья продолговатые (похожие на таковые *Thymus marshallianus*), 2—3 см дл., 3—6 мм шир.; стебли бурые, голые; доли чашечки яйцевидно-эллиптические или продолговатые, по краям и у основания реснитчатые или железистые; диск семян гладкий 10. *L. meyeri* Kuprian.
- 7. Листья нитевидные, свернутые в трубку, 1—6 см дл.; стебли прямые; доли чашечки продолговато-ланцетные, по краю железистые, у основания мелко пушистые, изнутри железисто-волосистые; соцветия головчатые или коротко колосовидные, 5—15-цветковые; диск семян бугорчатый 5. *L. lineolata* Boiss.
- Листья линейные или линейно-ланцетные, если линейно-нитевидные, то стебли многочисленные, приподнимающиеся 8
- 8. Стебли от основания ветвистые, приподнимающиеся, заканчиваются короткими соцветиями, 15—30(40) см выс.; листья линейно-нитевидные, скрученные или узколинейные; доли чашечки голые, мясистые, ланцетные, около 2 мм дл., к краям заметно утоньшенные; венчик 6—10 мм дл. со шпорой 5 мм дл.; диск почти гладкий 3. *L. odora* (Bieb.) Fisch.
- Стебли прямостоячие, простые или только от середины разветвленные; доли чашечки тонкие 9
- 9. Чашечка симметричная, ее доли ланцетные, постепенно заостренные, с пленчатым окаймлением или без него, голые или опушенные; стебли ветвистые; соцветие метельчатое; диск семян бугорчатый 10
- Адаксиальная доля чашечки крупнее остальных; лопасти чашечки от продолговатых до яйцевидно-ланцетных, всегда пленчатого окаймленные, с ресничками по краям; стебли обычно простые; соцветия коротко колосовидные; диск семян гладкий 12
- 10. Доли чашечки с развитой пленчатой каймой, снаружи (в различной степени) и внутри опушенные 4. *L. kurdica* Boiss. et Hohen. aggr.
- Доли чашечки без ясной пленчатой каймы, к краям утоньшенные 11
- 11. Верхушки стеблей и цветоножки с железистым опушением; доли чашечки изнутри голые; венчик 15—20 мм дл.; растения ярко-зеленые, 40—70 см выс. 1. *L. vulgaris* Mill.
- Верхушки стеблей и цветоножки голые; доли чашечки изнутри с мелкими сосочками или железками; венчик 12—15 мм дл.; растения серо-зеленые, 30—60 см выс. 2. *L. angustissima* (Loisel.) Borb.
- 12. Доли чашечки яйцевидно-ланцетные или широколанцетные, сверху заостренные, снаружи в различной степени опушенные, с узкой белой каймой по краю . . 13
- Доли чашечки продолговатые, на концах притупленные или закругленные, реже коротко заостренные, сверху голые, изнутри опушенные, с ресничками или железками по краю, с широкой (до 1/3 ширины доли) белой каймой 9. *L. schelkownikowii* Schischk.
- 13. Венчик синий, пурпуровый или фиолетовый 8. *L. schirwanica* Fomin
- Венчик желтый 14
- 14. Стебли от основания многочисленные; соцветия малоцветковые из-за недоразвития многих цветков; венчик 15—18 мм, шпора 15—20 мм дл., длиннее трубки венчика; доли чашечки 3—6 мм дл. 7. *L. incompleta* Kuprian.
- Стебли одипочные или по 2—3; соцветие — многоцветковая сжатая колосовидная кисть; венчик 18—22 мм, шпора 15—20 мм дл., короче или равна трубке венчика; доли чашечки 5—10 мм дл. 8. *L. macroua* (Bieb.) Chav.
- 15. Доли чашечки яйцевидно-ланцетные, около 10 мм дл., при плодах превышают коробочку, внизу расширенные; венчик (без шпоры) до 30—35 мм дл. . . 16
- Доли чашечки 3—5 мм дл., при плодах короче коробочки, внизу мало расширены; венчик (без шпоры) до 20—25 мм дл. 17
- 16. Листья от ланцетных до яйцевидно-ланцетных; доли чашечки внизу сильно расширены и с ушками, 4—5 мм шир.; стебли обычно неветвистые 14. *L. grandiflora* Desf.

- Листья от узколанцетных до ланцетных; доли чашечки внизу слегка расширены, без ушек, около 3 мм шир.; стебли в верхней части ветвистые 15. *L. zangezura* Grossh.
- 17. Стебли восходящие или приподнимающиеся, 10—40 см выс. 18
- Стебли прямостоячие, 40—100 см выс.; листья от линейных до яйцевидно-ланцетных, 2—30 мм шир.; доли чашечки ланцетные; венчик 10—15 мм, шпора 7—12 мм дл.; соцветия плотные, кистевидные 12. *L. genistifolia* (L.) Mill.
- 18. Листья от линейных до узколанцетных, 2.0—3.5 см дл., 2—3 мм шир.; венчик 15—18 мм дл. 13. *L. syspirensis* C. Koch
- Листья от ланцетных до яйцевидных, 0.6—1.5 см дл., 2.5—7.0 мм шир., мясистые; венчик без шпоры 12—17 мм дл. 16. *L. sabulosa* Czern. ex Klok.
- 19. Выемки между долями чашечки полукруглые; доли чашечки железисто-щетинистые; семена дисковидные, широко окаймленные (sect. *Supinae*) 20
- Выемки между долями чашечки острые; чашечки голые или мелкореснитчатые по краю 21
- 20. Листья ланцетные, 1.5—2.0 см дл., 3—4 мм шир., верхние очередные, нижние в мутовках по 3—4; цветоножки и доли чашечки короткожелезистые; цветки в головчатых соцветиях; венчики синие, 3—5 мм дл., со шпорой 1 мм дл. 1—4-стебельные, голые однолетники 10—20 см выс. с многочисленными стерильными побегами 18. *L. micrantha* (Cav.) Hoffmanns. et Link
- Листья линейно-нитевидные 1—3 см дл., 0.8—1.5 мм шир., нижние мутовчатые по 3—5; цветоножки и доли чашечки длинно стебельчато-железистые; венчики желтые с синими жилками; трубка 3—5 мм дл., шпора около 2.5 мм дл. 1—5-стебельные однолетники 10—40 см выс. 19. *L. simplex* DC.
- 21. Семена дисковидные с бахромчатой каймой и медианным рубчиком; голые однолетники 10—40 см выс. с линейными тупыми очередными листьями 10—40 мм дл., 0.5—1.0 мм шир.; доли чашечки ланцетные, широко окаймленные, при плодах длиннее коробочки; венчик пурпуровый, фиолетовый или синий 10—12 мм дл., с конической шпорой 7—9 мм дл., с верхней губой в 2 раза длиннее нижней; коробочка сердцевидная или приплюснuto-шаровидная (sect. *Pelisserianae*) 20. *L. pelisseriana* (L.) Mill.
- Семена вальковатые; коробочка не сплюснутая; верхняя губа венчика лишь немного длиннее нижней 22
- 22. Листья обратнойцевидные, эллиптические или ланцетные 23
- Листья линейные 24
- 23. Листья обратнойцевидные, эллиптические или ланцетные, все, кроме самых верхних, мутовчатые, 1.0—1.5 см дл. с 3 жилками; 3 адаксиальных лопасти чашечки ланцетные, сближенные, в 1.5—2.0 раза уже абаксиальных (нижних); цветки одиночные в пазухах листьев, голубые, 10—12 мм дл. с более длинной верхней губой и равной трубке шпорой, на отогнутых вниз длинных (1—2 см дл.) цветоножках; семена почковидно-трехгранные с округлыми гранями; поверхность семян ямчатая. Многостебельные растения с восходящими или приподнимающимися стеблями 21. *L. reflexa* (L.) Desf.
- Листья от продолговато- до широколанцетных и ромбических, сидячие, мясистые; доли чашечки равной ширины; цветки в головчатых соцветиях на цветоножках 1—2 мм дл.; венчик 5—8 мм дл. с сине-фиолетовой трубкой и беловато-желтым зевом и губами, со шпорой около 1.5 мм дл.; семена вальковатые с ямчатой поверхностью. Прямостоячие голые однолетники 10—30 см выс. 22. *L. albifrons* (Sibth. et Sm.) Spreng.
- 24. Верхняя (адаксиальная) доля чашечки в 1.5—2.0 раза короче остальных; шпора в 1.5—3.0 раза длиннее трубки венчика; семена с альвеолярной скульптурой (sect. *Diffusae* subsect. *Macrocentrum*) 25
- Верхняя доля чашечки равна или слегка длиннее остальных; венчик 5—6 мм дл., шпора 2.5—3.0 мм дл.; листья линейные; семена почковидные, поперечно-морщинистые (sect. *Versicolores*) 25. *L. corrugata* Karjag.

25. Доли чашечки 3—4 мм дл., короче венчика, равны коробочке; цветки синие на длинных цветоножках; венчик около 7 мм дл., со шпорой 13 мм дл. 23. *L. armeniaca* Chav.
— Доли чашечки 7—8 мм дл., равны венчику, при плодах превышают коробочку; цветки белые на коротких цветоножках; венчик около 7 мм дл., со шпорой 12 мм дл. 24. *L. chalepensis* (L.) Mill.

Sect. 1. *Linaria*

— Sect. *Grandes* (Benth.) Wettst. 1891, in Engl. u. Prantl, *Naturl. Pflanzenfam.* 4, 3 : 59.

Sutton (1988) в качестве отличительного признака этой секции от секции *Supinae* (представители которой также имеют дисковидные семена) помимо габитуса, листорасположения, особенностей стерильных побегов и многолетиости приводит характер расположения семян в коробочке: вертикальное у видов этой секции и горизонтальное у представителей *Supinae*.

Subsect. 1. *Linaria*

— § 1. (subsect.) *Discoideae* Boiss. 1879, *Fl. Or.* 4 : 364

Чашечки голые или тонкоопушенные, не бывают скрыты войлоком волосков; листья от питевидных до ланцетных, суженные у основания; цветки до 25—30 мм дл.

1. *L. vulgaris* Mill. 1768, *Gard. Dict.* ed. 8, n 1. — *Antirrhinum linaria* L. 1753, *Sp. Pl.*: 616.

Описан из Англии.

ЗП; ЗК: Адаг.-Пишиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В.-Кум., В.-Тер.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Adj.

Указан для ВП: Тер.-Сул. (Кемулярия-Натадзе, 1967:477, карта 529); для всех районов Предкавказья (Галушко, 1980:74); всех районов Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987:90); ЗК: В.-Куб.; ЦК: Малк.; ВК: Ман.-Сам. (Кемулярия-Натадзе, 1967:477; Карягин, 1957:451); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1932:374; Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985:110); ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1932:374; Кемулярия-Натадзе, 1967:477; Габриэлян, 1986:151); для всех районов Грузии (Кемулярия-Натадзе, 1964:375); ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Запг. (Габриэлян, 1986:151; 1987:314).

Европа; Сев. Азия.

2. *L. angustissima* (Loisel.) Borb. 1900, *Balaton Novenyf.*: 376. — *Antirrhinum angustissimum* Loisel. 1810, *Not. Pl. Fr.* : 167. — ? *A. pallidiflorum* Lam. 1778, *Fl. Fr.* ed. 1, 2:341. — *L. italica* var. *strictissima* Schur, 1866, *Enum. Pl. Transs.* : 489. — *L. ruthenica* Blonski, 1895, *Wszechswiat* : 347; Куприян. 1955, *Фл. СССР*, 22:197; Галушко, 1980, *Фл. Сев. Кавк.* 3:371. — *L. strictissima* (Schur) Borb. 1902, *Mag. Bot. Lap.* 1:117. — ? *L. pallidiflora* (Lam.) Valdes, 1970, *Rev. Esp. Eur. Linaria*: 45. — *L. biebersteinii* subsp. *strictissima* (Schur) Soó, 1971, *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 16, 3-4:372. — *L. biebersteinii* subsp. *ruthenica* (Blonski) Ivanina, 1981, *Фл. европ. части СССР*, 5:233. — *L. vulgaris* auct. non Mill.: Гроссг. 1932, *Фл. Кавк. изд. 1*, 3:371; Карягин, 1957, *Фл. Азерб.* 7:451, р. р. — *L. biebersteinii* auct. non Bess.: Гроссг. 1949, *Опред. раст. Кавк.* : 305; Кем.-Нат. 1967, *Фл. Кавк. изд. 2*, 7:477; Капанадзе, 1988, *Бот. журн.* 73, 10:1478.

Описан из северной Италии.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП; ЗК: В. Куб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: В. Сулак., Мап.-Самур., Кубин.

Указан (как *L. biebersteinii*) для ЗП: З. Ставро. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 477 карта 529).

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Ср. Азия.

Примечание. Л. М. Кемулярия-Натадзе (1967) и А. И. Галушко (1980) наряду с *L. ruthenica* (= *L. angustissima*) приводят *L. biebersteinii* для ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В.-Тер.; ВК: Асцо-Арг., В. Сулак. Несмотря на обширный указанный северокавказский ареал этого вида мы не обнаружили в LE ни одного растения с признаками, приводимыми для него Галушко («Л. лацетные, вместе со ст. курчаво волосистые»). Л. А. Куприянова (1950, 1955) и вслед за ней Sutton (1988) считали этот вид эндемиком северного Причерноморья.

3. *L. odora* (Bieb.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenki, ed. 2: 25; Chav. 1833, Monogr. Antirrh.: 136. — *Antirrhinum odorum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 76. — *L. dulcis* Klok. 1949, Бот. журн. СССР, 34, 1: 71; Г. М. Зозулин, 1985, Фл. Нижн. Дона, 2: 28. — *L. odora* (Bieb.) Fisch. subsp. *dulcis* (Klok.) Ivanina, 1981, Фл. европ. части СССР, 5: 234.

Описан по материалам из бассейнов Кумы, Волги и Днепра («In arena mobili deserti umani hinc inde obvium, ad Wolgam et Borystenem frequentius»).

Лектотип (? Куприянова, 1955: 209): «ex arena mobili agri Sareptani, 1807, Bieberstein» (LE?).

Указан для ЗП; ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Тер.; ВК: Асцо-Арг., В. Сулак. (Галушко, 1980: 75; Флора нижнего Дона, 1985: 28, sub *L. dulcis*).

Вост. Европа, Сев. Азия.

4. *L. kurdica* Boiss. et Hohen. aggr.

1. Доли чашечки голые или с немногочисленными ресничками. Соцветие щитковидно-метельчатое, рыхлое, реже — неразветвленная или слабо разветвленная кисть 4a. *L. kurdica* Boiss. et Hohen.
- Доли чашечки густо мелко опушенные 2
2. Соцветие метельчатое рыхлое; листья узколинейные или линейные 4b. *L. araratica* Tzvel.
- Соцветие головчатое или густая неразветвленная кисть; листья от линейно-лацетных до лацетных 4c. *L. megrica* Tzvel.

4a. *L. kurdica* Boiss. et Hohen. in Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov., ser. 1, 1, 4: 73. — *L. lineolata* auct. non Boiss. et Hohen.: Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7: 483, quoad descr. et distr., p. p.

Описан из Ирака. Тип: «in declivibus calcareis montis Gara Kurdistaniae, 10 VIII 1841, Kotschy 391» (G, iso — LE!).

ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зап.

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Ирак).

Примечание. В гербарии LE среди кавказских форм этого вида преобладают формы с почти голыми или рассеяно опушенными чашечками и рыхлыми метельчатыми соцветиями (из-за ветвления стебля в верхней половине), но также встречаются формы со сжатыми, почти колосовидными соцветиями: ЮЗЗ: Араг. (Алагез, ущ. Караилых); ЮЗ: Ерев. (Разданский р-и, с. Фонтаи); Севан. (сев. берег оз. Севан); Нах. (Биченахский пер.).

Гибридизирует с *L. schelkownikowii* (Арм. ССР, Арктический р-и, предгорья горы Арагац к юго-востоку от пос. Пемзашеи, 2000 м, Н. Цвелев, С. Черепанов; окр. г. Аии, 10 VI 1980, Т. Попова).

4b. *L. araratica* Tzvel. 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19: 17. — *L. kurdica* subsp. *araratica* (Tzvel.) P. H. Davis, 1978, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 36, 1: 8. — *L. kurdica* auct. non Boiss. et Hohen.: Габр. 1987, Фл. Арм. 8: 311; Капанадзе, 1988, Бот. журн. 73, 10: 1478.

Описан из Турции. Тип: «Малый Апарат, 14 VIII 1913, A. Grossheim» (LE!).

Возможно нахождение в ЮЗ.

Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. В гербарии LE у круга форм *L. kurdica* встречаются только голые или рассеяно опушенные чашечки (кроме районов юга Нахичевани и Мегри), тогда как у *L. araratica* они тонко опушенные. Нам представляется, что последний таксон является одним из форм еще недостаточно изученной внутривидовой изменчивости *L. kurdica* s. l., для познания систематики которой необходимо приложить еще немало усилий. Из Турции описаны 3 подвида *L. kurdica* s. l. с опушенными чашечками: subsp. *rusnophylla* (Boiss. et Bal.) P. H. Davis, 1978, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 36, 1: 9 — с волосками, покрывающими только основания долей; subsp. *ericalyx* (Boiss.) P. H. Davis, 1978, 1. c.: 9 — с полностью опушенными лацетными и широколацетными долями и subsp. *sintensisii* (P. H. Davis) D. A. Sutton, 1988, Revis. Antirrh.: 308 (*L. sintensisii* P. H. Davis, 1978, 1. c.: 9) с полностью опушенными линейнолацетными

лопастями. Географическая приуроченность (возможно, за исключением последнего подвида) их неясна, ввиду чего им представляется целесообразным не делать преждевременных комбинаций из подобных таксонов, а сохранить их до ботанико-систематического изучения этого комплекса. Эти же соображения применимы и к *L. megrica* Tzvel.

4с. *L. megrica* Tzvel. 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 15. — *L. ordubadica* Tzvel. 1959, цит. соч. : 14.

Описан из Армении. Тип: «Мегринский р-н, каменистый склон в верховьях правого притока р. Мегригет близ перевала выше пос. Варданадзор, 5 VII 1956, № 1950, Т. Егорова, Н. Цвелев, С. Черепанов» (LE!).

ЮЗ: Нах., Мерп.-Зан.

Юго-Зап. Азия (? Иран).

5. *L. lineolata* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 2, 12 : 42; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 372; Куприян. 1955, Фл. СССР, 22 : 195, р. п., quoad pl. e Talysch; Каряг. 1957, Фл. Азерб. 7 : 449; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 483, р. min. p., quoad pl. e Talysch, excl. descr.; Капанадзе, 1988, Бот. журн. 73, 10 : 1478, р. п., quoad pl. e Talysch. — *L. elymaitica* (Boiss.) Kuprian., р. п., excl. typo, quoad pl. e Talysch.

Описан из северного Ирана. Тип: «in fauce Dudera, montis Elburs, 8 VI 1843, Kotschy, n 265» (G).

Т.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Примечание. У экземпляров из Талыша доли чашечки по краю железистые, у основания мелко опушенные, изнутри железисто-волосистые. У иранских образцов доли чашечки от густо волосистых до почти голых. Семена черные, с гладким диском.

6. *L. macroua* (Bieb.) Bieb. 1810, Cent. Pl. 1, tab. 27; Chav. 1833, Monogr. Antirrhin.: 13. — *Antirrhinum macroum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 75.

Описан по материалам из Крыма и Предкавказья («in Tauriae et in deserti caucasico-caspici apricissicis, praesertim sabulosis»).

Лектотип (Куприянова, 1955): Крым («in Tauriae?»).

ЗП: Аз.-Куб. («Кубан. обл. Уманская, 21 VI 1890, В. Липский; Ейск, 21 VI 1890, В. Липский»).

Указан для ЗП; ВП: В. Ставр. (Галушко, 1980 : 75).

Юго-Вост. Европа.

Примечание. Куприянова (1936), выделяя *L. incompleta* из *L. macroua* s. l., указала лектотип *Antirrhinum macroum* Bieb. («ex Bessarabia... inter Elisavetgrad et Nikolaef, 1810»), приведенный Биберштейном (1819) в 3-м томе «Flora Taurico-Caucasica», тогда как он был описан в 1808 г. во 2-м томе этой «флоры», и лишь во «Флоре СССР» (Куприянова, 1955) ему было указано: «описан из Крыма». Нам не удалось найти в LE не только образцов Биберштейна из Крыма, но и цитированных ею в работе 1936 г. аутентичных образцов Биберштейна 1810 и 1813 гг.

7. *L. incompleta* Kuprian. 1936, Сов. бот. 1936, 4 : 114. — *L. besseriana* Reichenb. 1823, Ic. Pl. Crit. 5, tab. 433, ic. 623. — *L. baxanensis* Galusko, 1970, Новости сист. высш. раст. 1969 : 218. — *L. macroua* auct. non (Bieb.) Bieb.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 372; Капанадзе, 1988, Бот. журн. 73, 10 : 1479.

Описан из Казахстана. Тип: «Dzungaria, Ters-Akkan, Fischer» (LE).

ЗП; ВП; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ВЗ: Ширв.; ? ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЦК: В. Кум. (Кемурья-Натадзе, 1967 : 478, карта 530; Танфильев, Кононов, 1987 : 90); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Гроссгейм, 1932 : 372).

Вост. Европа; Сев., Ср. Азия (Казахстан).

8. *L. schirvanica* Fomin, 1907, Изв. Кавк. муз. 3 : 283.

Описан из Восточного Закавказья. Лектотип (Капанадзе, 1988 : 1479): «Хребет Дагна-даг Геокчайского уезда Бакинской губ., уш. Кара-Коюклы, 11 VI 1906, А. Шелковников, Р. Шмидт» (TGM).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Ширв., Н. Кур., Мург.-Муровд.; ЮЗ: («Armenia rossica, 1829, Szowits»).

Эндемик.

9. *L. schelkownikowii* Schischk. 1924, in Grossh. et Schischk., Sched. Herb. Pl. Exsicc. 1: п 42. — *L. somchetica* Bordz. 1927, Изв. Киев. бот. сада, 6-7: 20. — *L. grossheimii* Kuprian. et Rzazade, 1947, Докл. АН АЗССР, 3: 452.

Описан из Южного Закавказья. Тип: «Transcaucasia, pr. Erivan distr. Novo-Bajazet, prope pag. Elenovka, 6300', in herbosis. 11 VII 1923, A. Grossheim» (TGM, iso — LE!).

ЦЗ: Тriaль.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Ю. Караб.

Указан для ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Нах. (Карягин, 1957: 450; Кемулярия-Натадзе, 1967: 478, карта 530; Габриэлян, 1987: 316).

Эндемик.

10. *L. meyeri* Kuprian. 1950, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер 1, 9: 50. — *L. rupestris* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 110, non Guss. 1828; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3: 371.

Тип: «In rupestribus ad torrentis Kistinka et Terek prope Darial, 630—650 hexap. 13 Sept. [Meyer]» (LE!).

ЦК: В. Тер.

Указан для ВК: Ассо-Арг. (Очиаури, 1981: 88); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Кемулярия-Натадзе, 1967: 478, карта 531).

Эндемик.

Subsect. 2. *Pyramidales* Menits. subsect. nov.

— *Linaria* ser. *Pyramidatae* Kuprian. 1950, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 9: 38; descr. ross.; id. 1955, Фл. СССР, 22: 194, descr. ross.

Folia semiamplexicaulia late lanceolata vel ovata 5—9-nervia, inflorescentiae — racemi spiciformes, compacti, solitarii; flores magni 30—45 mm longi, corollis luteis, calycibus dense glanduloso-pilosis, laciniis valde inaequimagnis (superioribus quam inferiores sesqui vel duplo majoribus).

Тyпyс: *L. pyramidalis* (Vent.) F. G. Dietr.

Species affines inclusae — *L. confertifolia* Benth. (Anatolia) et *L. griffithii* Boiss. (Afghanistan).

Листья полустеблеобъемлющие, широколанцетные или яйцевидные, с 5—9 жилками. Соцветия — колосовидные кисти, плотные, одиночные. Цветки крупные, 30—45 мм дл., венчики желтые, доли чашечки густо железисто опушенные, часто неравные (верхняя в 1.5—2 раза крупнее).

Тип: *L. pyramidalis* (Vent.) F. G. Dietr.

Включаемые виды: *L. confertifolia* Benth. (Анатолия) и *L. griffithii* Boiss. (Афганистан).

11. *L. pyramidalis* (Vent.) F. G. Dietr. 1818, Nachtr. Vollst. Lexic. 4: 417; D. A. Sutton, 1988, Revis. Antirrhin.: 296. — *Antirrhinum pyramidale* Vent. 1797, in Lam. Encycl. Meth. Bot. 4: 360. — *Linaria pyramidata* (Lam.) Spreng. 1925, Syst. Veg. ed. 16, 2: 796 (sphalm.); Chav. 1833, Monogr. Antirrhin.: 125; Benth. 1846, in DC. Prodr. 10: 272; Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 370; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3: 371; Куприян. 1955, Фл. СССР, 22: 194; Каряг. 1957, Фл. Азерб. 7: 446; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7: 476; Davis, 1979, Fl. Turk. 6: 668; Габр. 1987, Фл. Арм. 7: 314; Капанадзе, 1987, Бот. журн. 73, 10: 1477.

Описан из Турецкой Армении. Тип: «*Linaria orientalis lili persici foliis, florum spica densissima et pyramidata. Tournefort*» (P).

11a. *L. pyramidalis* (Vent.) F. G. Dietr. subsp. *lenkoranica* (Kuprian.) D. A. Sutton, 1988, Revis. Antirrhin.: 297. — *L. lenkoranica* Kuprian. 1950, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 9: 67.

Включаемые виды:

Описан из Талыша. Тип: «Ленкоранский округ, близ сел. Гелядары, северный склон, 13 VII 1931, п 572, Е. Матвеева» (LE!).

Т.

Указан для ЮЗ: Ерев. (гора Араилер) (Гроссгейм, 1932: 371; Кемулярия-Натадзе, 1967: 476, карта 528; Габриэлян, 1986: 150; 1987: 314.

Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. Отличается от типового подвида более крупными цветками (35—45 мм дл.) и очень густо опушенными чашечками, от subsp. *kopetdaghensis* (Kuprian.) D. A. Sutton, 1988, 1. с.: 299 — зелеными, а не сизыми листьями и отсутствием железистого опушения коробочек. Из-за отсутствия материала в LE и краткости описания вида во «Флоре Армении» (Габриэлян, 1987) нам не удалось точно определить подвидовую принадлежность армянского материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 96-04-49781 и 96-07-89345).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 328 с.
- Габриэлян Э. Ц. Обзор видов рода *Linaria* Mill. (*Scrophulariaceae*) Армении // Новости сист. высш. раст. Л., 1986. Т. 23. С. 143—153.
- Габриэлян Э. Ц. *Linaria* Mill., Льянка. // Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 8. С. 303—316.
- Гагнидзе Р. И., Кемулярия-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми. Тбилиси, 1985. 148 с.
- Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, изд. 1. Тифлис; Эривань, 1932. Т. 3. 405 с.
- Иванина Л. И. Льянка — *Linaria* Mill. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 229—236.
- Капанадзе М. Б. Конспект кавказских представителей рода *Linaria* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1473—1482.
- Карягина И. И. Род *Linaria* Mill. — Льянка. // Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. С. 443—457.
- Кемулярия-Натадзе Л. М. *Linaria* Juss. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 7. С. 497—518. (На груз. яз.).
- Кемулярия-Натадзе Л. М. *Linaria* Mill. // Определитель растений Грузии. Тбилиси, 1964. С. 373—376.
- Кемулярия-Натадзе Л. М. *Linaria* L. — Льянка. // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа, изд. 2. Л., 1967. Т. 7. С. 474—485.
- Куприянова Л. А. О расах *Linaria macroura* M. B. и *L. buriatica* Turcz. // Сов. бот. 1936. № 4. С. 112—117.
- Куприянова Л. А. Систематический обзор льянок СССР // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 1. Л., 1950. Вып. 9. С. 38—70.
- Куприянова Л. А. Род Льянка — *Linaria* Mill. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 178—225.
- Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
- Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити-Хевсурети. Тбилиси, 1981. 120 с.
- Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.
- Флора нижнего Дона // Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1985. 239 с.
- Bentham G. *Linaria* Juss. // A. P. De Candolle. Prodr. systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1846. Vol. 10. P. 266—288.
- Bieberstein F. A. Marschall. Flora Taurico-Caucasica. Charcoviae, 1819. Т. 3 (Supplementum). 654 p.
- Boissier E. Flora Orientalis. Genevae; Basiliae, 1879. Vol. 4. 1276 p.

Chater A. O., Valdes B., Webb D. A. *Linaria* Mill. // *Flora Europaea*. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 226—236.

Chavannes E. *Monographie des Antirrhinées*. Paris; Lausanne, 1833. 190 p.

Davis P. H. Materials for a flora of Turkey. *Primulaceae* and *Scrophulariaceae* // *Notes Roy. Bot. Gard. Edinb.* 1978a. Vol. 36. N 1. P. 1—22.

Davis P. H. *Linaria* Mill. // *Flora of Turkey and the east Aegean islands*. Edinburg, 1978b. Vol. 6. P. 658—672.

Sutton D. A. A revision of the tribe *Antirrhineae*. London; Oxford, 1988. 575 p.

Valdes B. Revision de las especies europeas de *Linaria* con se villas allades // *An. Univ. Hisp., ser. Cienc.* 1970. N 7. P. 1—288.

Viano J. Les linaires à graines aptères du bassin méditerranéen occidental. 1. *Linaria* sect. *Versicolores* // *Candollea*. 1978a. Vol. 33. P. 43—88.

Viano J. Les linaires à graines aptères du bassin méditerranéen occidental. 2. *Linaria* sect. *Elegantes*, *Bipunctatae*, *Diffusae*, *Speciosae*, *Repentes* // *Candollea*. 1978b. Vol. 33. P. 209—267.

Wettstein R. *Linaria* Juss. // A. Engler, K. Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Berlin, 1891. Teil 4. Abt. 3. S. 59.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 V 1998

SUMMARY

The paper contains the critical conspectus of 11 Caucasian *Linaria* species (sect. *Linaria*) with determination key for all Caucasian representatives of the genus, their typification, distribution patterns accepted in Caucasus flora conspectus project (Menitsky, 1991). Section systematics of *Linaria* by G. Benthams, B. Valdes, J. Viano and D. Sutton with bearing of Caucasian taxa are discussed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.53) : 582.29

© А. В. Лиштва

НОВЫЙ ДЛЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ ВИД *PARMELIA SHINANOANA*
(*PARMELIACEAE*, *LICHENES*)A. V. LISHTVA. *PARMELIA SHINANOANA* (*PARMELIACEAE*, *LICHENES*), A NEW SPECIES FOR CENTRAL SIBERIA

Приведены сведения о новом для Центральной Сибири лишайнике *Parmelia shinanoana* и о его распространении в России и на сопредельных территориях.

При обработке коллекции лишайников, собранной автором на территории Витимского заповедника в 1995—1996 гг., был обнаружен новый для Центральной Сибири лишайник *Parmelia shinanoana* Zahlbr.

Территория Витимского заповедника входит в состав Байкальской горной области и расположена в северо-восточной части Станового нагорья. Рельеф гористый: на севере простирается Делюн-Уранский хребет, в южной части — хребты Северо-Муйский и Кодар. Климат заповедника, как и всего северного Забайкалья, резко континентальный с малой продолжительностью безморозного периода. Растительность представлена гмелиноволостенничными и сосновыми лесами, сообществами с кедровым стлаником и высокогорными тундрами, по долинам крупных рек развиты тополевые и тополево-чозениевые леса.

P. shinanoana встречен в 2 пунктах.

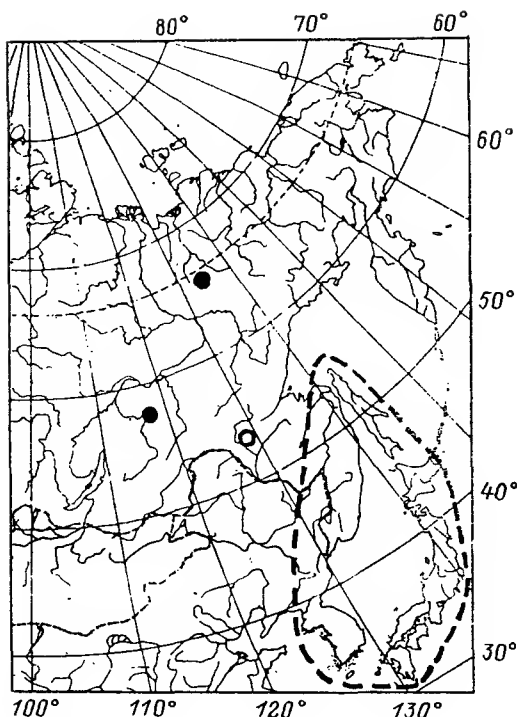
1. В районе Делюн-Уранского порога на р. Витим (Делюн-Уранский хребет), на крупных валунах по берегу, 28 VI 1995.¹ Здесь вид встречается в значительном обилии, покрывает большие площади валунов и тяготеет к хорошо освещенным участкам, в нижних частях валунов ему сопутствуют *Aspicilia transbaicalica* Oxn. и *Xanthoria elegans* Th. Fr.; на освещенных вертикальных стенках валунов *Parmelia shinanoana* произрастает совместно с *Cetraria hepaticum* (Ach.) Vain., *Umbilicaria caroliniana* Tuck., *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano, *Aspicilia cinerea* (L.) Koerb. и *Rhizoplaca chryzoleuca* (Smith) Zopf.

2. На некотором удалении от реки, в тополево-березовом лесу из тополя душистого, 12 VII 1996. В данном экотопе вид менее обилен, отмечены лишь единичные слоевища на замшелых валунах совместно с *Lobaria retigera* (Bory) Trevis., *Nephroma helveticum* Ach., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.

Собранный материал полностью соответствует морфологическому описанию, помещенному в «Определителе лишайников СССР» (Рассади́на, 1971), но образцы не имеют апотециев.

Parmelia shinanoana ранее приводился для Японии, Кореи (Есимура (Yoshimura) 1974), на территории России — для о-ва Сахалин, юга Приморского края (Рассади́на, 1971; Чабане́нко, 1990), восточных склонов Сихотэ-Алиня (Скирина, Княжева, 1985) и Верхоянского плоскогорья в Якутии (Фесько, 1990). По устному сообщению

¹ Дубликат хранится в гербарии Отдела лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.



— — — а
 ● б
 ○ в

Распространение *Parmelia shinanoana*.

а — основной ареал вида; б — единичные местонахождения; в — местонахождения, известные по устному сообщению (см. пояснения в тексте).

Т. В. Макрый, образец *P. shinanoana* определен ею по сборам Н. Н. Стецурь из Зейского заповедника (Амурская обл.).

Вероятно, находка лишайника в северном Забайкалье является самой западной (см. рисунок). «Дизъюнкция» в ареале *P. shinanoana* скорее всего не имеет места и объясняется слабой лишайнологической изученностью территории Забайкалья.

Автор выражает искреннюю благодарность Т. В. Макрый (Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН) за ряд ценных замечаний и проверку определения образцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Есимура И. (Yoshimura I.). Цветной атлас лишайников Японии. Осака, 1974. 170 с. (На японск. яз.).
 Рассадина К. А. *Parmeliaceae* // Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. С. 306—360.
 Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Лишайники восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1985. 4 с.
 Фесько Н. Н. К флоре макролишайников Центрального Верхоянья. Якутск, 1990. 7 с. Деп. в ВИНТИ, № 2045—В90.
 Чабаненко С. И. Лишайники // Флора, мико- и лишайнобиота Лазовского заповедника. Владивосток, 1990. С. 167—191.

Parmelia shinanoana Zahlbr. (*Parmeliaceae*) from Viiumskyi State nature reservation is reported as a new species for Central Siberia.

УДК 581.9 (571.151) : 582.542.1

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© М. В. Олонова

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ *POA VERESZAGINII* (*POACEAE*) НА АЛТАЕ

M. V. OLONOVA. NEW LOCATION OF *POA VERESZAGINII* (*POACEAE*) IN ALTAI REGION

На территории Республики Горный Алтай обнаружено 2 местонахождения редкого вида *Poa vereszaginii*, описанного из Восточного Казахстана и до настоящего времени для территории России не приводившегося.

Чрезвычайно интересный мятлик *Poa vereszaginii* Tzvel. из секции *Nivicolae* Roshev. был описан Н. Н. Цвелевым (1974) из высокогорных районов Восточного Казахстана, относящихся к Алтайской горной системе. Всего известно 4 местонахождения этого редкого, но очень хорошо обособленного вида. 3 из них находятся на территории Восточно-Казахстанской обл. Казахстана и одно — в прилежащих высокогорьях Монголии. Можно было предположить нахождение этого редкого и интересного в систематическом отношении вида на сопредельной территории России, однако многолетние поиски не дали желаемого результата. И вот летом 1997 г. во время экспедиции в высокогорья Южного Алтая (Республика Горный Алтай) было, наконец, обнаружено сразу несколько местонахождений этого вида — на Северо-Чуйском хребте в истоках р. Актру и на хребте Чихачева в истоках р. Бугузун. Там, в верхнем горном поясе, по каменистым берегам и высохшим руслам ручьев этот вид встречается достаточно часто. Растения хорошо развиты, отдельные особи по высоте превышают 40 см, при этом основные морфологические признаки, характерные для *P. vereszaginii* (форма метелки, длина колосков, характер поверхности цветковых чешуй, сомкнутость листовых влагалищ), сохраняются.

Находка интересна тем, что секция *Nivicolae* вообще невелика и представлена главным образом хорошо морфологически и географически обособленными видами. На территории России до последнего времени было известно всего 3 вида этой секции: *P. caucasica* Trin. (эндемик Кавказа), *P. ircutica* Roshev. (восточно-сибирский эндемик, встречающийся только в Восточном Саяне и на хребте Хамар-Дабан) и дальневосточный *P. schumshuensis* Ohwi (Цвелев, 1976). Теперь к этому списку можно добавить *P. vereszaginii*, эндемик Южного Алтая.

Собранные образцы хранятся в гербарии Томского государственного университета, дубликаты переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н. Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 24—41.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Томский
государственный университет

Получено 5 V 1998

The rare species *Poa vereschaginii* Tzvel. was recorded for the Russian territory for the first time.

УДК 581.9 (479) : 582.734

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© Л. С. Красовская

НОВЫЕ ДЛЯ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА ВИДЫ РОДА *RUBUS* (*ROSACEAE*) СЕКЦИИ *CORYLIFOLII*

L. S. KRASOVSKAYA. THE SPECIES OF THE GENUS *RUBUS*, SECTION *CORYLIFOLII* (*ROSACEAE*) NEW FOR THE NORTH-WEST CAUCASUS

Для Северо-Западного Кавказа впервые приведены гибридогенные виды *Rubus* × *marschallianus* и *R.* × *undabundus*, считавшиеся прежде эндемиками Крыма.

При просмотре гербарных коллекций по роду *Rubus* L. в Ростовском государственном университете (RV) и Кубанском государственном агроуниверситете (КБАИ) нами были идентифицированы еще не приводившиеся для Кавказа гибридогенные виды *R.* × *marschallianus* Juz. и *R.* × *undabundus* Juz. Эти виды до настоящего времени считались эндемиками Горного Крыма (Юзепчук, 1960; Доброчаева, 1965). По данным С. В. Юзепчука, *R.* × *undabundus* довольно обычен на территории Крымского государственного заповедника. *R.* × *marschallianus* встречается на этой довольно хорошо исследованной территории изредка.

Обнаружены следующие местонахождения.

R. × *undabundus*: «Краснодарский край, в 5 км от г. Новороссийска. Лесничество близ горы Сапун, 4 VII 1937, № 124, Ашрафьева» (RV); там же, «долина реки Чамлык, 600 м над ур. м., 15 VII 1957, площ. 243, экспед. каф.» (КБАИ).

R. × *marschallianus*: «Краснодарский край, пос. Горячий Ключ, склон горы Котх, 8 VII 1976, И. Молчанов» (КБАИ).

Оба вида предположительно являются результатом гибридизации *R. canescens* DC. agg. и *R. praecox* Bertol. agg., контактирующих друг с другом в пределах Средиземноморья и Понтии. По внешнему виду *R.* × *undabundus* сходен с *R. praecox*, а *R.* × *marschallianus* — с *R. canescens*. *R.* × *undabundus* отличается от *R. canescens* прилистниками ланцетными, а не узколанцетными, конечным листочком яйцевидным, а не ромбическим или яйцевидно-ромбическим при основании цельнокрайним, от *R. praecox* — более слабыми, немного неодинаковыми шипами на туррионах, опушенной, а не голой или рассеянно-волосистой верхней стороной листьев, малоцветковым соцветием. *R.* × *marschallianus* отличается от *R. canescens* прилистниками широколанцетными, а не узколанцетными, конечным листочком узкообратнояйцевидным, а не ромбическим или яйцевидно-ромбическим, сильно укороченным и малоцветковым соцветием, от *R. praecox* — почти цилиндрическими, а не ребристыми туррионами, более слабыми и короткими шипами на них, нижними боковыми листочками длиннее, а не короче черешка, конечным листочком ланцетным, к основанию суженным, а не широкояйцевидным с сердцевидным основанием.

Обнаруженные гибридогенные виды дополняют список уже известных крымско-новороссийских эндемиков.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта подпрограммы «Биологическое разнообразие» Научного совета РАН.

- Доброчаева Д. М. Род *Rubus* L. // Визначник рослин України. Київ, 1965. С. 360—366.
 Юзепчук С. В. Род *Rubus* L. // Флора Крыма / Е. В. Вульф. Л., 1960. Т. 2. Вып. 2. С. 34—44.

Ботанический институт
 им. В. Л. Комарова РАН
 Санкт-Петербург

Получено 30 XII 1997

УДК 581.9 (470.53)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 12

© П. В. Куликов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

P. V. KULIKOV. FLORISTIC FINDINGS IN THE SOUTHERN URAL (CHELYABINSK REGION)

Приведены данные о находках 75 видов, редких в Челябинской обл. или обнаруженных на пределах их естественного распространения. 10 видов впервые найдены на территории области, а 1 (*Carex norvegica*) — впервые на Южном Урале. Описан новый межвидовой гибрид *Hedysarum* × *polychromum* nothosp. nov. (*H. grandiflorum* × *H. argyrophyllum*).

Челябинская обл., расположенная на стыке европейской, сибирской и туранской флор, является одной из интереснейших в ботаническом отношении территорий в пределах Уральского региона, однако флористически она изучена слабее соседних областей и республик. Списки флоры как всей территории области (Малютин, 1961), так и детально изученных охраняемых территорий Ильменского заповедника (Дорогостайская, 1961) и Троицкого заказника (Пономарев и др., 1983), нуждаются в дополнении и уточнении. Несомненно, детальное флористическое исследование территории области позволит выявить немало видов, новых для нее или для Южного Урала в целом. В данной статье приведены некоторые наиболее интересные флористические находки на территории области, сделанные в 1995—1997 гг. Во всех случаях, где это не указано особо, коллектором является автор статьи. Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995), кроме особо отмеченных случаев.

Asplenium trichomanes L. Адм. тер. г. Усть-Катав, р. Юрюзань, левобережные известняковые скалы в 4 км ниже ж.-д. моста, 12 VII 1997. Редкий вид, встречающийся преимущественно на известняках западного склона Южного Урала. Приводимое местонахождение — одно из наиболее северных в уральской части ареала. Ранее на территории области был известен со скал по р. Сим (Липшиц, 1929), из Карагайского бора (Гусев, 1933) и из Ильменского заповедника (Дорогостайская, 1961).

A. septentrionale (L.) Hoffm. Сосновский р-н, р. Миасс в 1.5 км ниже д. Прохорово, левобережные скалы, 29 VI 1997. Довольно редкий в области вид. Ранее отмечался в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961) и в окрестностях г. Кыштым (Сюзов, 1912).

Equisetum scirpoides Michx. Саткинский р-н, р. Ай у п. Новая Пристань, правобережные известняковые скалы в 0.5 км ниже моста, под пологом сосен, 10 V 1997. Одно из наиболее южных местонахождений вида на Урале. Ранее отмечался в окрестностях г. Катав-Ивановск (Игошина, 1966).

Elymus uralensis (Nevski) Tzvel. Чебаркульский р-н, в 5 км к северу от ж.-д. ост. п. 2042 км, на опушке березового колка, 30 VI 1997. Крайнее северо-восточное

местонахождение редкого эндемика Южного Урала. Ранее обнаруживался в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961).

Eremopyrum triticeum (Gaertn.) Nevski, *E. orientale* (L.) Jaub. et Spach. Троицкий р-н, на обочине шоссе Троицк—Степное у с. Ниж. Санарка, близ моста через р. Санарка, 18 V 1997. Одно из наиболее северных местонахождений обоих видов на Урале, имеющее явно заносный характер. Первый вид ранее обнаруживался также несколько севернее — у с. Ключи Увельского р-на (Малютин, 1961).

Festuca richardsonii Hook. Ашинский р-н, г. Сим, вершина горы Жукова Шишка, каменистый луг у верхнего края известняковых скал, 7 VII 1997; Саткинский р-н, р. Ай у п. Новая Пристань, правобережные известняковые скалы в 0.5 км ниже моста, 8 VII 1997; Саткинский р-н, оз. Зюраткуль, на лугу близ устья р. Мал. Кыл, около 720 м над ур. м., 9 VII 1997; Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, западный склон, в горно-тундровом поясе на разнотравной лужайке, около 1350 м над ур. м., 10 VII 1997; адм. тер. г. Усть-Катав, левый берег р. Юрюзань в 4 км ниже ж.-д. моста, известняковые скалы, 12 VII 1997; там же, правый берег р. Юрюзань близ ж.-д. моста, облепленные известняковые скалы над ж.-д. полотном, 12 VII 1997. Впервые на Южном Урале был обнаружен на территории Ильменского заповедника («Южный Урал, Ильменский заповедник, оз. Таткуль, „Змеинные горки“, склон 7° западной экспозиции, разнотравный остепненный луг (горно-лесной пояс), 2 VII 1994, С. Баландин и др.», SVER). Как оказалось, этот вид довольно широко распространен в западных районах области, причем не столько в высокогорьях, сколько по скалам вдоль рек лесной зоны. В этих местообитаниях он обычно связан многочисленными переходными формами с совместно произрастающим *F. rubra* L. s. str.

Koeleria ledebourii Domin. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, около 1350 м над ур. м., 9 VII 1997. Первая находка этого преимущественно южно-сибирского высокогорного вида на территории области и третья — на Урале в целом. Ранее он был известен с гор Иремель и Бол. Шатак (Игошина, 1966).

Poa alpigena (Blytt) Lindm. Совместно с предыдущим, 10 VII 1997. Ранее на Южном Урале был известен с горы Иремель (Шурова, 1983). Для Челябинской области не приводился.

P. crispa Thuill. Троицкий р-н, степь близ с. Клястицкое, 17 V 1997; Троицкий р-н, р. Увелька в 4 км выше моста по дороге из с. Клястицкое в п. Новый Мир, степь на высоком правом берегу, 17 V 1997. Наиболее северные местонахождения вида в Зауралье.

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Ашинский р-н, г. Сим, гора Жукова Шишка, западный склон, на слабозадерненной известняковой осыпи под пологом березняка, у скал, 6 VII 1997. На Южном Урале — крайне редкий реликтовый вид. Ранее был собран лишь однажды в 1927 г. С. Ю. Липшицем (1929) в сосняке на скалах близ г. Аша, однако это местонахождение пострадало от пожара, и вид в нем, по-видимому, исчез. Таким образом, обнаруженное нами местонахождение у г. Сим — единственное существующее в настоящее время на Южном Урале.

Carex alba Scop. Саткинский р-н, р. Ай близ п. Новая Пристань, правобережные известняковые скалы в 1 км ниже моста, 8 VII 1997. Ранее для области этот редкий вид был известен со скал по р. Сим (Игошина, 1966).

C. dioica L. Верхнеуральский р-н, в 3 км к западу от д. Мал. Бугодак, на сыром лугу у края осокового кочкарника, 19 VII 1997.

C. limosa L. Там же, где предыдущий; небольшое осоково-гипновое болотце в понижениях среди степи, 19 VII 1997. Наиболее южное местонахождение этих бореальных видов на Урале.

C. norvegica Retz. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, разнотравная лужайка на западном склоне, высота около 1350 м над ур. м., 10 VII 1997. Первая достоверная находка вида в области и на Южном Урале. *C. alpina* Sw. указывался П. В. Сюзевым (1912) для окрестностей г. Кыштым и К. Г. Малютиным (1961) для хр. Таганай, но эти указания никем впоследствии не были подтверждены, и гербарные экземпляры, на которых они основаны, нам обнаружить не удалось. Неясно,

относятся ли эти сведения к *C. norvegica* или к близкородственному виду *C. media* R. Вг., также включавшемуся в состав *C. alpina* s. l. Ранее *C. media* единственный раз был собран на Южном Урале близ п. Тюлюк Катав-Ивановского р-на Челябинской обл. («Южный Урал, на вырубке по левому берегу р. Карагайки недалеко от впадения в р. Тюлюк в 2 км восточнее пос. Тюлюк, 22 VI 1975, Е. Шурова», SVER).

Eleocharis quinqueflora (F. X. Hartm.) O. Schwarz. Верхнеуральский р-н, 3 км к западу от д. Мал. Бугодак, небольшое осоково-гипновое болотце в понижении среди степи, 19 VII 1997; Аргаяшский р-н, оз. Тептярги, восточный берег, сырой луг на прибрежном песке, 26 VII 1997. Редкий вид, специфичен для переувлажненных местообитаний на выходах карбонатных пород. В последнем местонахождении образует своеобразные сообщества с участием ряда преимущественно европейских видов (*Carex serotina* Mérat, *Centaureum uliginosum* (Waldst. et Kit.) G. Beck ex Ronn., *Linum catharticum* L., *Ophioglossum vulgatum* L.).

Juncus effusus L. Ашинский р-н, у восточной окраины г. Аша, в устье руч. Киселевский Ключ у ж.-д. ост. п. 1729 км, на берегу ручья у воды, 5 VII 1997. В Челябинской обл. известен пока только в западных районах (Ашинский р-н и окрестности г. Златоуст). На восточный склон Урала, по-видимому, не переходит.

Tulipa biebersteiniana Schult. et Schult. fil. Ашинский р-н, р. Аша в 5.5 км выше п. Точильный, в нижней части склона правого берега под пологом разреженного леса, 11 V 1997. На Южном Урале, как и по всему ареалу, этот вид представлен двумя расами — мезофильной, приуроченной к долинам рек лесной зоны (*T. biebersteiniana* s. str.) и ксерофильной степной (*T. hypanica* Klok. et Zoz). Кроме морфологических и экологических отличий, они имеют различия по способности к семенному и вегетативному размножению и заслуживают статуса самостоятельных видов (Князев, 1996). Мезофильная раса в Челябинской обл. ранее была известна в долинах рек Сим и Юрюзань. В приведенном местонахождении *T. biebersteiniana* представлен розово- и белоцветковой формами.

T. hypanica Klok. et Zoz. Увельский р-н, р. Увелька, левый берег в 6 км выше с. Красносельское, каменистая степь на известняках, 15 VI 1997. Наиболее северный пункт ареала ксерофильной расы *T. biebersteiniana* s. l. в Зауралье.

Allium globosum Bieb. ex Redouté. Увельский р-н, р. Увелька, левый берег в 6 км выше с. Красносельское, каменистая степь на известняках, 15 VI 1997; Ашинский р-н, известняковые скалы по правому берегу р. Сим близ ж.-д. ст. Миньяр, 5 VII 1997. Наиболее северные местонахождения вида на Урале; последнее из них — одно из крайне немногочисленных мест произрастания его в лесной зоне.

A. microdictyon Prokh. Саткинский р-н, хр. Зюраткуль, подгольцовое елово-березовое редколесье, 29 V 1997. Самое южное местонахождение в пределах уральского фрагмента ареала вида.

A. obliquum L. Ашинский р-н, по дороге из д. Решетово в п. Точильный, в 2 км от старого моста через р. Бол. Аша, на южном склоне долины ручья — правого притока р. Бол. Аша, 12 V 1997. На территории области этот реликтовый вид известен только в Ашинском р-не, где ранее был найден в бассейне р. Миньяр («в 15 км к северо-западу от г. Миньяр, руч. Медвежий — правый приток р. Нижняя Минка, в 1—2 км от устья, левый берег, склон южной экспозиции, 9 V 1993, М. Князев», SVER).

Cephalanthera rubra (L.) Rich. Ашинский р-н, г. Сим, гора Жукова Шишка, южный склон, в разреженном сосняке на слабозадерненной известняковой осыпи, 6 VII 1997. Одно из весьма немногочисленных местонахождений на территории области этого редкого европейского вида, внесенного в «Красную книгу РСФСР» (1988). На востоке достигает окрестностей г. Златоуста.

Coeloglossum viride (L.) C. Hartm. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, разнотравная лужайка на западном склоне, высота около 1350 м над ур. м., 10 VII 1997. Этот вид, довольно обычный в горных районах Северного Урала, ранее не отмечался для южно-уральских высокогорий и в целом весьма редок на Южном Урале (Кучеров и др., 1987).

Dactylorhiza fuchsii (Druce) Sob s. str. Ашинский р-н, у восточной окраины г. Аша, в устье руч. Киселевский Ключ у ж.-д. ост. п. 1729 км, на лугу у ручья, 5 VII 1997. Распространение этого неморального вида на Урале изучено недостаточно из-за значительного сходства его с широко распространенным *D. hebridensis* (Wilmott) Aver. В Челябинской обл. *D. fuchsii* известен пока только из Ашинского и Саткинского районов (Филиппов, 1997); за Урал он, по-видимому, не переходит.

D. russowii (Klinge) Holub. Верхнеуральский р-н, в 3 км к западу от д. Мал. Бугодак, небольшое осоково-типиновое болотце в понижении среди степи, 19 VII 1997. Наиболее южное на Урале местонахождение редкого вида, внесенного в «Красную книгу РСФСР» (1988). На территории области ранее был обнаружен близ п. Веселовка к югу от г. Златоуста (Куликов, Филиппов, 1997).

Epipactis palustris (L.) Crantz. Там же, где предыдущий, 19 VII 1997; Аргаяшский р-н, оз. Тептярги, восточный берег, сырой прибрежный луг на песке, 5 VIII 1993, П. Куликов, Е. Филиппов; там же, юго-восточный берег, 26 VII 1997. Довольно редкий вид, известный в Челябинской обл. из 15 местонахождений и сокращающий численность из-за разрушения местообитаний вследствие мелиорации. Первое местонахождение — наиболее южное на территории области.

Herminium monorchis (L.) R. Br., *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng. Верхнеуральский р-н, в 3 км к западу от д. Мал. Бугодак, осоково-типиновое болотце в понижении среди степи, 20 VII 1997. Редкие на Урале гигрофильные виды орхидных, исчезающие вследствие уничтожения местообитаний. *S. amoena*, имеющий западную границу ареала на Урале, в последний раз для территории Челябинской обл. отмечался в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961). *Liparis loeselii*, внесенный в «Красную книгу РСФСР» (1988), отмечался на территории области (в Еткульском р-не и близ г. Кыштым) в 1920—1940-е гг., а недавно был обнаружен также в Ильменском заповеднике («Южный Урал, Ильменский заповедник, Миассовское лесничество, юго-восточный угол кв. 67 к югу в 3 км от оз. Мал. Таткуль, сфагново-осоково-клюквенное болотце среди заболоченного березняка, 2 VIII 1996, М. Князев», SVER).

Salix arctica Pall. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, высота около 1400 м над ур. м., 9 VII 1997. Первая находка на территории области. Ранее на Южном Урале был известен только на горе Иремель (Игошина, 1966).

Rumex lapponicus (Hiit.) Czernov. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, высота около 1350 м над ур. м., 9 VII 1997. Впервые обнаружен на территории области. Ранее на Южном Урале был известен с гор Ямантау и Иремель (Бородин, 1978).

Minuartia krascheninnikovii Schischk. Увельский р-н, р. Увелька, известняковые обнажения левого берега в 5 км выше с. Красносельское, 15 VI 1997; Верхнеуральский р-н, 2 км к западу от д. Мал. Бугодак, каменистая степь, 19 VII 1997. Скально-горно-степной эндемик Южного и юга Среднего Урала (Горчаковский, 1969), внесенный в «Красную книгу РСФСР» (1988). Первое местонахождение находится на восточном пределе распространения вида.

Halerpestes sarmentosa (Adams) Kom. Верхнеуральский р-н, оз. Мал. Бугодак, южный берег, прибрежный сыроватый луг, 19 VII 1997; Аргаяшский р-н, озеро у д. Дербишева, западный берег, 27 VII 1997. Сибирский вид, имеющий западную границу распространения на Урале. Первое местонахождение — наиболее западный пункт естественного произрастания вида. На территории европейской части России был обнаружен также как заносный в Пермской обл. близ г. Соликамска (Овеснов, 1997).

Cardamine trifida (Poir.) B. M. G. Jones. Ашинский р-н, р. Аша в 6 км выше п. Точильный, в нижней части облесенного склона правого берега, 11 V 1997; Ашинский р-н, г. Сим, восточный берег городского пруда, в ельнике близ известняковых скал, на крутом склоне западной экспозиции, 7 VII 1997. Редкий на Урале реликтовый вид сибирского происхождения (Горчаковский, 1969), встречающийся преимущественно в долинах рек западного склона Южного, в меньшей степени Среднего Урала. В последнем

местонахождении собран экземпляр вида с вызревшими плодами, тогда как на Среднем Урале (р. Чусовая) этот вид, по сообщению М. С. Князева, никогда не образует плодов и размножается исключительно вегетативно.

Rorippa austriaca (Crantz) Bess. Саткинский р-н, р. Ай у п. Новая Пристань, на берегу близ моста, 8 VII 1997. Распространение вида на Урале изучено недостаточно. За Урал он, по-видимому, не переходит.

Saxifraga spinulosa Adams. Саткинский р-н, оз. Зюраткуль, скалы в 0.5 км от западного берега, у северной оконечности хр. Мал. Москаль, 31 V 1997. Одно из наиболее северных местонахождений вида в пределах уральского фрагмента ареала. Ранее на территории области был известен на горе Жукова Шишка близ г. Сим и на хр. Уреньга (Игошина, 1966).

Cotoneaster uniflora Bunge. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горная тундра, около 1400 м над ур. м., 10 VI 1996. Ранее на территории области отмечался на хр. Зигальга (Игошина, 1966).

Dryas octopetala L. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, в каменистой тундре близ вершины, 1400 м над ур. м., 9 VII 1997. Впервые обнаружен на территории области. Ранее на Южном Урале был известен с гор Ирмель и Яман-Тау (Игошина, 1966; Кучеров и др., 1987).

Amoria fragifera (L.) Roskov. Купашакский р-н, оз. Тишки, западный берег близ д. Сураково, прибрежный солонцеватый луг, 25 VIII 1996; Аргаяшский р-н, северный берег оз. Кумкуль, 27 VII 1997; Аргаяшский р-н, д. Дербишева, берег озера, 27 VII 1997. Ранее на Южном Урале был известен из немногих пунктов, но, по-видимому, довольно широко распространен по побережьям озер лесостепи Зауралья. Восточнее Челябинской обл. известен только в пойме р. Тобол.

Astragalus cornutus Pall. Увельский р-н, р. Сухарыш в 0.5 км выше впадения его в р. Увелька, левый берег, каменистая степь над известняковыми скалами, 15 VI 1997. Одно из наиболее северных местонахождений вида в Зауралье.

A. falcatus Lam. Увельский р-н, р. Увелька, скальные обнажения левого берега в 4 км выше с. Красносельское, 14 VI 1997. Редкий на Урале вид. Данное местонахождение располагается на восточной границе естественного ареала. Восточнее, в Курганской обл., обнаружен однажды как заносный (Наumenko, 1994).

Chrysopsis campestris (Schreb.) Desv. Саткинский р-н, правый берег р. Ай близ п. Новая Пристань, в 2 км ниже моста, на прибрежном лугу у подножия скал, 8 VII 1997. Европейский вид, изредка встречающийся на Урале в качестве заносного.

***Hedysarum* × *polychromum* Kulikov nothosp. nov.** (*H. grandiflorum* Pall. × *H. argyrophyllum* Ledeb.) — Haec hybrida speciei *H. grandiflorum* valde similis, sed colorationi florum ab alba cum carina luteola ad purpureo-rosea, plerumque pallide-rosea (nec sulphurea) differt. A specie parentali altera, *H. argyrophyllum*, colorationi florum, calyce dentibus brevioribus et latioribus, foliis supra viridibus (nec argenteis) differt.

Т y п u c: Prov. Tscheljabinsk, distr. Troitzk, rupes ad ripam sinistram fl. Uj 0.5 km infra pag. Osipovka, steppa lapidosa supra rupes, 18 V 1997, P. Kulikov (LE, isotypi — SVER).

Этот гибрид весьма сходен с *H. grandiflorum*, но отличается окраской цветков, которая варьирует от чисто-белой с желтоватой лодочкой до пурпурно-розовой, чаще всего бывает бледно-розовой. От другого родительского вида — *H. argyrophyllum* — гибрид отличается окраской цветков, более короткими и широкими зубцами чашечки, листьями сверху зелеными (а не серебристыми).

Т и п: Челябинская обл., Троицкий р-н, р. Уй, левобережные скалы в 0.5 км ниже д. Осиповка, каменистая степь над скалами, 18 V 1997, П. Куликов (LE, изотипы — SVER).

П а р а т и п ы (paratypi): там же, где тип, правобережные скалы, 8 V 1988, Л. Морозова (SVER).

Ареалы близкородственных видов *H. grandiflorum* и *H. argyrophyllum* на Урале четко территориально разобщены, их совместные местонахождения и переходные формы между ними до сих пор не были известны (Авдеев, 1971). Однако в вышеприведенном местонахождении, лежащем за пределами ареалов обоих видов и

значительно удаленном на восток и северо-восток от ближайших ранее известных пунктов их произрастания, встречаются растения с промежуточной окраской цветков. По длине зубцов чашечки и ширине листочков (отношение длины к ширине 1.50—2.55, в среднем 1.77) они более сходны с *H. grandiflorum*. Так как растения с промежуточными признаками в данном местообитании произрастают в отсутствие обоих родительских видов, их, видимо, можно рассматривать в качестве гибридогенного вида, известного пока только из одного пункта.

Oxytropis floribunda (Pall.) DC. Там же, где предыдущий, 18 V 1997. Наиболее северное местонахождение вида в Зауралье.

O. gmelinii Fisch. ex Boriss. Верхнеуральский р-н, 2 км к западу от д. Мал. Бугодак, каменистая степь, 19 VII 1997. Горно-степной южноуральский эндемик, в Челябинской обл. известен из немногих пунктов на восточном склоне Урала. В северной части ареала (в том числе и в приводимом местонахождении) представлен формами, уклоняющимися к близкородственному *O. approximata* Less. и имеющими промежуточный характер между этими видами по опушению цветоносов и бобов, форме флага и плодов.

Securigera varia (L.) Lassen. Кунашакский р-н, р. Синара близ устья р. Караболка, около 4 км выше д. Карино, остепненный склон левого берега, 3 VIII 1997. По-видимому, крайний северо-восточный предел естественного распространения вида. Севернее (Свердловская обл.) и восточнее (Курганская обл.) он известен только как редкое заносное растение (Определитель..., 1994; Науменко, 1994).

Linum catharticum L. Аргаяшский р-н, оз. Тептярги, восточный берег, сырой прибрежный луг на песке, 26 VII 1997. Европейский вид, ближайшее из ранее известных местонахождений которого расположено на западе Башкирии (оз. Кандрыкуль) (Кучеров и др., 1987) — на 470 км западнее обнаруженного нами местонахождения в Зауралье. Примечательно, что совместно с *L. catharticum* в нем встречается еще один вид с подобным распространением — *Centaureum uliginosum*.

Helianthemum canum (L.) Hornem. subsp. *baschkirorum* Juz. ex Kupatadze (*H. baschkirorum* (Juz. ex Kupatadze) Tzvel.). Увельский р-н, р. Увелька, левый берег в 5 км выше с. Красносельское, береговые обнажения известняков, 15 VI 1997. Первая находка этого редкого эндемика Южного Урала на территории области и наиболее восточный пункт его распространения, удаленный на 85 км от ближайшего ранее известного местонахождения (*locus classicus* — у д. Мулдакаево Учалинского р-на Башкирии). Растения из приводимого местообитания по форме листьев более сходны с близкородственным видом *H. zheguliense* Tzvel., встречающимся в Среднем Поволжье (Жигули), чем с *H. canum* subsp. *baschkirorum* из классического местонахождения.

Viola odorata L. Ашинский р-н, р. Аша в 6 км выше п. Точильный, в нижней части облесенного склона правого берега, 11 V 1997; Ашинский р-н, у восточной окраины г. Аша, в устье руч. Киселевский Ключ у ж.-д. ост. п. 1729 км, в широколиственном лесу на восточном склоне, 5 VII 1997. Этот вид впервые был обнаружен в Ашинском р-не М. С. Князевым («Южный Урал, р. Сим между гг. Миньяр и Аша, ж.-д. ост. п. 1738 км, ручей, под пологом ольхи, 15 V 1981, М. Князев, А. Беляев»; «Южный Урал, около 1.5 км к северо-востоку от г. Аша, липняки по правому крутому склону надпойменной террасы р. Сим, 28 IV 1991, М. Князев», SVER) и, по-видимому, довольно широко распространен в широколиственно-лесной зоне западного склона Южного Урала, где проходит восточная граница его ареала.

Circaea lutetiana L. Адм. тер. г. Усть-Катав, р. Юрюзань, 6 км ниже ж.-д. моста, левый берег, в прибрежном ольховнике, 13 VII 1997. Данное местонахождение расположено восточнее ранее известных на Южном Урале (Горчаковский, 1968; Кучеров и др., 1987). Еще далее к востоку он был обнаружен Князевым («Челябинская обл., Аргаяшский р-н, северная оконечность Ильменского хр., южный заболоченный берег оз. Карабалык, заболоченный березняк, 1 VII 1987, М. Князев», SVER).

Epilobium nervosum Boiss. et Buhse (*E. smyrneum* Boiss. et Balansa). Там же, где предыдущий, у ручья под скалами, 13 VII 1997. Вид известен на Южном Урале из немногих местонахождений, и его распространение нуждается в изучении.

Bupleurum multinerve DC. Саткинский р-н, р. Ай близ п. Новая Пристань, правобережные известняковые скалы в 2 км ниже моста, 8 VII 1997; Верхнеуральский р-н, 4 км к северо-западу от д. Мал. Бугодак, каменная степь, на восточном склоне хребтика, 20 VII 1997. На территории Челябинской обл. этот реликтовый вид изредка встречается главным образом в полосе горных степей восточного склона Южного Урала (Горчаковский, 1969).

Arctous alpina (L.) Niedenzu. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горная тундра, около 1400 м над ур. м., 6 IX 1996. На Южном Урале весьма редок, ранее был известен только на хр. Таганай и Машак (Игошина, 1966).

Androsace lehmanniana Spreng. Там же, где и предыдущий, 10 VI 1995. Ранее на Южном Урале был известен на горах Иремель и Яман-Тау (Игошина, 1966). На горе Бол. Нургуш собирался также Князевым в 1982 г. (SVER).

Centaurea uliginosa (Waldst. et Kit.) G. Beck ex Ronn. Кунашакский р-н, оз. Тишки, западный берег близ д. Сураково, прибрежный солонцеватый луг, 27 VIII 1996; Аргаяшский р-н, оз. Тептярги, восточный берег, сырой прибрежный луг на песке, 5 VIII 1993, П. Куликов, Е. Филиппов; там же, 26 VII 1997. Европейский вид, на востоке достигающий западных районов Башкирии (поймы рек Дема, Уршак, Чермасан) (Кучеров и др., 1987). Приведенные местонахождения удалены почти на 400 км к востоку от ближайших предуральских. На территории Челябинской обл. ранее обнаруживался в Троицком р-не («Троицкий заповедник Челябинской обл., Солёный лог, 21 VII 1961, Климова, Русакова, опр. Р. В. Камелин», PERM).

Swertia obtusa Ledeb. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, разнотравная лужайка на высоте около 1350 м над ур. м., 10 VII 1997. Один из наиболее северных пунктов в пределах уральского реликтового фрагмента ареала (прежние указания о произрастании этого вида в горно-лесном поясе близ г. Златоуста нуждаются в подтверждении) (Игошина, 1966). На хр. Нургуш (в горно-лесном поясе) ранее был собран приблизительно в 10 км южнее вышеприведенного местонахождения («Челябинская обл., Саткинский р-н, хр. Нургуш, восточный склон, ниже перевала, мокрый ельник, на поляне, 28 VII 1990, Е. Фильрозе», SVER).

Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffm. Саткинский р-н, хр. Зюраткуль, подгольцовый луг на юго-восточном склоне, на увлажненном участке, 29 V 1997; Саткинский р-н, оз. Зюраткуль, у лесной дороги в елово-березовом лесу между п. Зюраткуль и корд. Шаровским, 31 V 1997; г. Нязепетровск, р. Уфа, правый берег в 2 км выше ж.-д. моста, в ельнике у ручья, 8 VI 1997; Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, северо-восточный склон, в елово-березовом лесу у верхней границы леса, 10 VII 1997. На Южном Урале *M. sylvatica* s. l. ранее отмечался (под названием *M. krylovii* Serg.) близ г. Златоуста (Скворцов, 1959) и на горе Иремель (Шурова, 1983). В LE имеются также сборы его с хр. Зигальга и Машак и из нескольких пунктов Башкирского Предуралья. Собранные нами экземпляры отличаются от *M. krylovii* слабо удлинёнными вегетативными побегами, менее длинными цветоножками, более мелкими венчиками и более короткими столбиками, поэтому их, по нашему мнению, правильнее относить к европейскому *M. sylvatica* s. str.

Salvia verticillata L. Кунашакский р-н, р. Синара в 3 км выше д. Карино, остепненный склон левого берега, 3 VIII 1997. Это местонахождение расположено на сев.-вост. пределе ареала вида. Восточнее, в Курганской обл., он не отмечался.

Thymus punctulosus Klok. Увельский р-н, р. Увелька, каменная степь на склоне левого берега в 4 км выше с. Красносельское, 14 VI 1997; Троицкий р-н, р. Уй, левобережные скалы в 0.5 км ниже д. Осиповка, 18 V 1997. Этот гибридный таксон распространен в зоне контакта ареалов *T. baschkiriensis* Klok. et Shost. и *T. guberlinensis* Iljin (incl. *T. mugodzhariensis* Klok. et Shost.) В данных местонахождениях он встречается в отсутствии родительских видов, поэтому его, видимо, можно считать самостоятельным гибридогенным видом.

Linaria incompleta Kuprian. Совместно с предыдущим в последнем местонахождении, 18 V 1997. Распространение вида на Урале не изучено. Для Челябинской обл. он ранее не указывался.

Pedicularis oederi Vahl. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горная тундра, около 1400 м над ур. м., 10 VI 1995. Ранее на Южном Урале был известен только на горе Иремель (Игошина, 1966). На горе Бол. Нургуш собирался также Е. М. Фильрозе (25 VII 1962) и М. С. Князевым (20 VI 1982) (SVER).

P. sceptrum-carolinum L. Верхнеуральский р-н, в 3 км к западу от д. Мал. Бугодак, небольшое осоково-гипновое болотце в понижении среди степи, 20 VII 1997; Аргаяшский р-н, оз. Тептярги, юго-восточный берег, сырой прибрежный луг, 26 VII 1997. Довольно редкий на Южном Урале вид, сокращающий численность из-за разрушения местообитаний при мелиорации. Первое местонахождение — одно из наиболее южных на Урале.

Orobanchе pallidiflora Wimm. Саткинский р-н, оз. Зюраткуль, западный берег, березово-еловый лес, в 0.5 км к югу от корд. Шаровского, на *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, 6 IX 1996. На Южном Урале встречается редко, распространение изучено недостаточно. На территории Челябинской обл. обнаружен впервые.

Brachyactis ciliata (Ledeb.) Ledeb. Верхнеуральский р-н, оз. Мал. Бугодак, южный берег, прибрежный сыроватый луг, 19 VII 1997. Вид, считающийся редким на Южном Урале, был известен до сих пор на оз. Атавды в Башкирском Зауралье (Кучеров и др., 1987), а в Челябинской обл. — на оз. Тептярги Аргаяшского р-на (по сборам С. А. Невского в 1930 г., там же был собран нами 26 VII 1997). Приведенное местонахождение — одно из весьма немногочисленных известных мест произрастания этого преимущественно сибирского вида в Восточной Европе. В будущем он, вероятно, еще будет обнаружен на побережьях некоторых озер зауральской лесостепи.

Centaurea integrifolia Tausch. Кунашакский р-н, р. Синара, левый берег в 0.5 км ниже д. Карино, остепненный луг, 3 VIII 1997. Считается эндемиком Урала и юго-западной части Западной Сибири. Однако видовая самостоятельность этого таксона сомнительна, так как он, по нашим наблюдениям, не образует чистых популяций, а всегда встречается в виде малочисленной примеси к *C. scabiosa* L.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, горно-тундровый пояс, около 1400 м над ур. м., 9 VII 1997. Первая находка вида на территории области. Ранее на Южном Урале был известен только на горе Иремель (Игошина, 1966).

C. foliosa Vabcs. Г. Нязепетровск, р. Уфа, правобережные скалы в 1 км выше ж.-д. моста, 8 VI 1997. Распространение этого вида на Урале нуждается в более подробном изучении. В Челябинской обл. он ранее был собран близ г. Верх. Уфалей («Шихан на горе Бол. Камень, 5 VII 1903, О. Клер», SVER).

Echinops sphaerocephalus L. Кунашакский р-н, р. Синара, остепненный склон левого берега в 2 км выше д. Карино, 3 VIII 1997. Самое северное местонахождение вида на Урале, значительно удаленное от ближайших пунктов основного ареала.

Saussurea parviflora (Poir.) DC. Верхнеуральский р-н, в 3 км к западу от д. Мал. Бугодак, небольшое осоково-гипновое болотце в понижении среди степи, 20 VII 1997. Довольно редкий на Южном Урале вид, встречающийся в основном на болотах с богатым минеральным питанием и сокращающий численность из-за их осушения.

Scorzonera stricta Hornem., *S. taurica* Bieb., *S. × glastifolia* Willd. Увельский р-н, р. Увелька, левый берег в 6 км выше с. Красносельское, каменистая степь на известняках, 15 VI 1997. Наиболее северное местонахождение этих видов в Зауралье, в котором они встречаются совместно и гибридизируют между собой.

Senecio jacquinianus Reichenb. Ашинский р-н, у восточной окраины г. Аша, в устье руч. Киселевский Ключ у ж.-д. ост. п. 1729 км, в широколиственном лесу на восточном склоне, 5 VII 1997. Распространение этого европейского вида на Урале изучено недостаточно из-за значительного сходства его с широко распространенным *S. nemorensis* L. Видимо, он, подобно другим неморальным реликтам, встречается только в пределах широколиственно-лесной зоны западного склона Южного Урала (в Челябинской обл. — лишь в наиболее западных районах).

Serratula gmelinii Tausch. Чебаркульский р-н, в 5 км к северу от ж.-д. ост. п. 2042 км, на опушке березового колка, 30 VI 1997. Эндемик Южного Урала и Заволжья (Горчаковский, 1969). Данное местонахождение находится у восточного предела распространения вида.

Цитированные гербарные экземпляры переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), дублиеты хранятся в гербарии Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН (SVER).

Автор выражает искреннюю признательность Н. Н. Цвелеву и В. С. Новикову за проверку правильности определения ряда упомянутых в статье видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеев В. Д. Бесстебельные виды рода *Hedysarum* L. на Южном Урале // Новости сист. высш. раст. Л., 1971. Т. 7 (1970). С. 219—228.
- Бородина А. Е. О видах рода *Rumex* L. европейской части СССР. 2. Подроды *Acetosa* (Mili.) Rech. f. и *Acetosella* (Meissn.) Rech. f. // Новости сист. высш. раст. Л., 1978. Т. 15. С. 99—112.
- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 268 с.
- Гусев С. Д. Флористические заметки // Изв. Биол. НИИ и биол. станции при Перм. гос. ун-те. 1933. Т. 8. Вып. 6—8. С. 253—257.
- Дорогоостайская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Тр. Ильмен. гос. заповедника им. В. И. Ленина. 1961. Вып. 1. С. 14—50.
- Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 153—223.
- Князев М. С. Экологические расы и изменчивость тюльпана Биберштейна (*Tulipa biebertsteiniana* Schult. et Schult. fil.) на Урале // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. V науч. конф. памяти А. А. Уранова. Кострома, 1996. Ч. 2. С. 56—57.
- Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. О реликтовом характере фитоценозов известковых болот Южного Урала и распространении некоторых характерных для них редких видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 3. С. 54—57.
- Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 208 с.
- Липищ Ц. Ю. Предварительный отчет о ботанико-географических работах в Южном Урале в 1927 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1929. Т. 38. Вып. 3-4. С. 249—283.
- Малютин К. Г. Материалы по высшим растениям Челябинской области. Челябинск, 1961. 381 с.
- Науменко Н. И. Флористические находки в лесостепном Зауралье // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 97—102.
- Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 525 с.
- Пономарев А. Н., Камелин Р. В., Демьянова Е. И. Конспект флоры Троицкого лесостепного заповедника. Пермь, 1983. 76 с. Деп. в ВИНТИ, № 5987-83 деп.
- Скворцов А. К. Новые флористические находки в районе Денежкина Камня (Северный Урал) // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. 1959. Т. 19. С. 558—571.
- Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии // Материалы к познанию флоры и фауны Российской империи. Отд. ботан. М., 1912. Вып. 7. 206 с.
- Филиппов Е. Г. Внутривидовая изменчивость и экология видов рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 24 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Шурова Е. А. К флоре горы Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 62—75.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3 (571.6)

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
В 1997 ГОДУ

V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1997

Прошедший год для приморских ботаников прошел под эгидой подготовки к очередному съезду РБО и перерегистрации членов, по итогам которой на конец 1997 г. в Приморском отделении числится 129 человек. За последние годы в ряды общества активно вливается молодое пополнение из разных подразделений ДВО РАН. Только в минувший год действительными членами общества стали Е. В. Бугдаева, Т. В. Никулина, М. В. Илюшко, Н. А. Василенко, И. А. Галанина, С. А. Шаталова (Биолого-почвенный институт — БПИ); Н. К. Игнатова, Е. П. Кудрявцева (Тихоокеанский институт географии — ТИГ); Е. В. Зарембо (Тихоокеанский институт биоорганической химии — ТИБОХ); Н. А. Царенко (Дальневосточный государственный университет); И. А. Нестерова (Сихотэ-Алинский биосферный заповедник); И. В. Стоник (Институт биологии моря) и Д. А. Галанин (Научно-исследовательский центр «Чукотка»).

В 1997 г. проведено 11 собраний, на которых прослушано 3 научных доклада и 10 докладов, посвященных информации о научных стажировках и командировках, работе научных конференций и симпозиумов; просмотрено 2 видеофильма по материалам экспедиций. На октябрьском заседании обсуждалась информация о работе предстоящего съезда РБО, были выбраны делегаты (11 человек) от каждого подразделения. Вся текущая информация о работе РБО выставлялась на специальном стенде «В Приморском отделении РБО».

С большим интересом были прослушаны 2 доклада председателя Приморского отделения С. С. Харкевича о жизненном пути, научных достижениях и вкладе в изучение флоры и растительности Дальнего Востока двух замечательных ученых, чьи юбилейные даты пришлось на 1997 г.: дальневосточного ботаника Ивана Кузьмича Шишкина (100 лет со дня рождения и 60 лет со дня смерти) и академика Карла Ивановича Максимовича (170 лет со дня рождения).

Как всегда, интерес у присутствующих на собраниях вызвали доклады, в которых члены общества делились своими впечатлениями об участии в работе научных форумов, проходивших как в пределах страны, так и за рубежом.

В. С. Маркевич (БПИ) рассказала о работе 30-го Международного геологического конгресса, проходившего в Пекине с 4 по 14 августа 1996 г. В нем принимали участие более 6 тысяч геологов со всего мира. Российская делегация насчитывала почти 2 тысячи человек, из них 7 человек представляли науку г. Владивостока. Торжественное открытие конгресса состоялось в здании Народного собрания на площади Тяньаньмынь. Участников приветствовал Ли Пен. Программа и тематика конгресса были обширными. Работали множество секций, выставок, были организованы разнообразные экскурсии (посещения геологических разрезов, музеев, Великой китайской стены, дворцов, парков, научных учреждений). В рамках конгресса проходили симпозиумы различных международных проектов ЮНЕСКО. С 1 по 8 августа был организован совместный симпозиум «Глобальные события в юрское и меловое время», на котором В. С. Маркевич с соавторами (Е. В. Бугдаевой, В. В. Голозубо-

вым и Г. Л. Кирилловой) сделала два доклада: «Early Cretaceous changes of Vegetation and Environment in East Asia» и «Reports from the Regional coordinators, Russia».

Н. И. Блохина (БПИ) сделала сообщение о V конференции Международной организации палеоботаников, которая проходила с 30 июня по 5 июля 1997 г. на базе университета Калифорнии в г. Санта-Барбаре (штат Калифорния, США). Учредители конференции: Национальный научный фонд США, Национальный фонд естественных наук Китая, фонд «Логоваз» (Россия), Фонд нефтяных исследований Американского химического общества, университет Калифорнии, Палеоботаническая секция Ботанического общества Америки. В конференции приняли участие 300 специалистов-палеоботаников из 32 стран Европы, Азии, Африки, Америки и Австралии. Российских ученых — участников конференции было 9 человек. Н. И. Блохина и Е. В. Бугдаева, представлявшие БПИ ДВО РАН сделали 3 доклада: «Ископаемые древесины из среднего миоцена залива Корфа, Камчатка», «Новые данные о происхождении и историческом развитии лиственниц», «Позднемезозойские флористические палеосукцессии в Забайкалье, Россия». Е. В. Бугдаева (БПИ) поделилась своими впечатлениями о полевой экскурсии по Скалистым горам с посещением классических местонахождений ископаемых растений палеозоя, мезозоя и кайнозоя.

Э. В. Бойко (ТИБОХ) информировала о работе конференции «*Compositae*: систематика, биология, использование», которая работала в Лондоне с 24 июля по 5 августа 1994 г. Из 224 участников конференции 9 представляли СНГ. Э. В. сделала два доклада: стендовый и устный за «круглым столом» («Ультраструктура плодов сложноцветных»). Весьма познавательным был рассказ о посещении Королевского ботанического сада в Кью (Лондон).

Ю. И. Манько (БПИ) рассказал о поездке по государственным лесам штата Аляска (США). Поездка была организована как учебный тур и финансировалась JPT-проектом Агентства США по международному развитию. Делегация работников лесного хозяйства Приморского края посетила национальные леса Тонгасс и Чугач, детально познакомилась со структурой управления и финансирования государственных лесов, с ведением лесного хозяйства (в том числе с охраной и защитой лесов) и организацией лесной науки. Ю. И. обратил внимание на то, что в настоящее время на Аляске происходит интенсивное усыхание темнохвойных лесов из елей белой, ситхинской и Лутца. Доклад был иллюстрирован многочисленными фотографиями, слайдами и буклетами.

Т. П. Орехова (БПИ) по итогам научной командировки в США сделала доклад «Современные методы ведения лесного хозяйства в США». В апреле 1997 г. с группой специалистов лесного хозяйства Приморского и Хабаровского краев Т. П. находилась на стажировке по лесной генетике, селекции и семеноведению древесных растений в 3 штатах США (Орегон, Айдахо, Вашингтон). Финансирование осуществлялось за счет Проекта по рациональному природопользованию, агентств США по международному развитию в странах бывшего СНГ. В 1950-х гг. в США были начаты работы по улучшению древесных видов, повышению продуктивности лесных угодий, по лесной генетике и селекции. Этапы этой программы: разведение новых пород деревьев с помощью селекции, испытание улучшенных сортов и массовое их производство в семенных питомниках для последующего использования в лесовосстановлении. Основными методами ведения лесного хозяйства в Федеральной лесной службе являются выборочные рубки, ориентированные на рациональное природопользование и сохранение среды обитания для птиц и зверей. Делается акцент на выращивание разновозрастного леса. Для получения высококачественной бумаги создаются промышленные плантации гибридного тополя (*Populus trichocarpa* × *P. deltoides*), который отличается интенсивным ростом. Основными целями и задачами, стоящими в настоящее время перед работниками лесного департамента, являются сохранение биоразнообразия в лесных экосистемах и устойчивое производство древесины.

В. А. Недолужко (Ботанический сад ДВО РАН) рассказал о работе 3 научных форумов, на которых ему удалось побывать во время научной командировки: 3-е совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях» (г. С.-Пе-

тербург, 20—22 мая 1997 г.); Международная конференция по анатомии и морфологии растений, посвященная 150-летию со дня рождения И. П. Бородина (С.-Петербург); Отчетная конференция Совета ботанических садов России (г. Москва, 24—25 мая 1997 г.). В. А. сообщил, что в Совет ботанических садов от российского Дальнего Востока избраны А. А. Таран, В. А. Недолужко, П. Г. Горовой и что внесены некоторые изменения в Устав Академии наук. С прискорбием встретили приморские ботаники весть о том, что из жизни ушла Мария Федоровна Данилова.

В. А. Нечаев (зоолог, БПИ) сделал доклад о животном и растительном мире о-ва Хоккайдо. В. А. был приглашен в рамках программы изучения рыбного филина для участия в работе Международного симпозиума по редким совам Японии и Дальнего Востока России. В Японии живут 20—30 пар рыбного филина, большая часть которых окольцована и находится под наблюдением. Разработана и действует целая система по охране местообитаний птицы, созданы условия для их сохранения (искусственные водоемы с рыбой, гнезда, ящики для гнезд и т. д.). В. А. поделился своими впечатлениями о поездке по острову: о посещении мест обитания рыбного филина, о посещении Музея лососевых рыб (единственного в мире), Музея природы, Национального парка Серитону. Было много сказано о растительном покрове острова. Докладчик отметил высокую культуру рекламного дела по охране природы, бережное отношение к ней японцев.

Б. И. Семкин (ТИГ) был участником Международного совещания по проблемам метеоритики и астероидной опасности, посвященного 50-летию Сихотэ-Алинского метеорита. Совещание проходило во Владивостоке. После завершения работы была организована научная экскурсия на место падения метеорита (с. Метеоритное Красноармейского р-на). Железный метеорит при сближении с Землей раскололся на куски и выпал в виде метеоритного дождя (100—200 т металла) на площади около 48 га. Зарегистрировано 120 кратеров от 2 до 26 м в диам. и до 6 м гл. Эта территория в настоящее время оформлена как памятник природы, но обсуждается вопрос о повышении ее статуса до ранга филиала Национального парка.

Л. Н. Васильева (БПИ) рассказала о своем полугодовом пребывании в США, где она работала в Национальной коллекции грибов (Белтсвилл, штат Мэриленд), благодаря финансовой поддержке Программы Фулбрайт. В период стажировки Л. Н. уделяла большое внимание просмотру гербарных образцов, но главное — накоплению информации по вопросам таксономии пиреномицетов и теоретическим проблемам систематики, работая в библиотеках страны. Участвовала в конференции мидатлантических микологов (Шепардстаун, штат Вирджиния). Собирала образцы пиреномицетов на побережье Атлантического океана. Хвойно-широколиственные леса востока Северной Америки удивительно похожи на леса некоторых районов Восточной Азии (Японии, Кореи, нескольких провинций Китая, юга Российского Дальнего Востока). Это сходство было впервые отмечено Аза Греем и объясняется тем, что здесь сохранились остатки древних третичных флор, содержащих большое количество одинаковых и викарирующих видов. Предварительные наблюдения показали, что подобная ситуация наблюдается даже в группе пиреномицетов, и эти факты, по мнению Л. Н., могут способствовать развитию викариантной биогеографии в микологии, что в свою очередь важно для разрешения некоторых таксономических вопросов.

С большим интересом были прослушаны научные доклады.

Dr. H. Tabata (Center Ecological Research, Kyoto University, Japan) прочитал доклад «Экосистема Satoyama: структура, основные особенности, пути ее сохранения». Экосистема Satoyama занимает в Японии 25 % площади и представляет собой комплекс лесных участков в сочетании с рисовыми полями небольшого размера и водоемами для их полива. По мнению докладчика, экосистема Satoyama приблизительно соответствует культурным фитоценозам в понимании Бялловича. Это неустойчивые, зависящие от деятельности человека сообщества. Леса в этих экосистемах вторичные по происхождению и составу. На о-ве Хонсю на бедных почвах древостой

в этих лесах образован *Pinus densiflora*, а на более богатых — *Castanopsis*. В лесах в течение долгого времени на небольших участках с оборотом 8—10 лет выбирали деревья для получения древесного угля, поэтому они имеют пятнистую структуру. Эта экосистема характеризуется высоким видовым разнообразием всех ее блоков: высших растений, грибов, беспозвоночных суши и водоемов. 25 % редких для флоры Японии видов отмечены именно в экосистеме Satoyama. В связи с тем что в настоящее время промышленное производство риса обеспечивает потребности Японии, а основным источником энергии для тепла и приготовления пищи стал газ, эта уникальная экосистема находится под угрозой исчезновения.

Д. А. Галанин (Научно-исследовательский центр «Чукотка») сделал доклад «Водоросли-макрофиты прибрежной зоны Охотского и Берингова морей (на примере Тауйской губы и Анадырского залива)». Прибрежные сообщества являются высокопродуктивными экосистемами моря, имеют сложную структуру и большое разнообразие. Видовой состав, распределение видов по местообитаниям и их взаимоотношения в сообществах — одна из центральных проблем экологии и биологии моря. В процессе исследований получены новые данные о флоре и фауне Берингова и Охотского морей, сделана оценка биологического разнообразия прибрежных сообществ Тауйской губы Охотского моря и западной части Анадырского залива Берингова моря. Впервые для региона выполнена ординация станций наблюдения по их фаунистическому сходству, позволившая выявить и ранжировать главные факторы, влияющие на видовой состав сообществ литорали и верхней сублиторали. На основании определения состава основных химических компонент в массовых видах бурых водорослей и оценки запаса этих водорослей в районах исследований разработаны предварительные рекомендации по использованию этих ресурсов.

А. В. Беликович (БПИ) доложила результаты 5-летних экспедиций в северную часть Корякского нагорья (в пределах Чукотского автономного округа), целью которых было выявление флоры и изучение растительности. На основе изучения 16 конкретных флор выявлено свыше 700 видов сосудистых растений, сделано около 1000 геоботанических описаний мезокомбинаций растительного покрова с участков 50 × 50 м, проведено детальное геоботаническое районирование. Установлена граница Бореальной геоботанической области на юге Чукотки и выделены дифференцирующие виды для геоботанических областей и провинций этого субрегиона. Предложена карта среднего масштаба, на которой показаны типы кланов мезокомбинаций.

Большой интерес вызывают заседания общества, на которых демонстрируются видео- и фотоматериалы, привезенные из экспедиций, особенно из отдаленных уголков Дальневосточного края. В 1997 г. А. В. Галанин (БПИ) показал 2 видеофильма, снятых во время комплексных экспедиций в Северную Корякию в 1993—1996 и в 1997 гг., организованных Научно-исследовательским центром «Чукотка» ДВО РАН. Вместе с А. В. Беликович проведена огромная работа по флористическому и геоботаническому обследованию этого удаленного района, собрано свыше 15 000 листов гербария сосудистых растений, свыше 3000 образцов мхов и лишайников. Полученные результаты заставляют существенно пересмотреть историю флоры и растительности Северной Корякии, Нижнеанадырской низменности и южной части Берингийского моста суши. В 1997 г. участникам экспедиции удалось на вездеходе преодолеть расстояние свыше 2000 км по маршруту: г. Анадырь, среднее течение р. Чирынай вверх по течению р. Чирынай до водораздела, по р. Северной до Рытгыльвеевской межгорной впадины, по вышеназванной впадине до р. Ваамочка, вниз по этой реке до побережья Берингова моря, по Майно-Пильгинской косе, горами на мыс Наварин и бухту Угольная до п. Беринговский, затем пересекая реки Алькатваам, Майнелвыгыргын и Конрарывеем, до среднего течения р. Ныгчеквеем и далее в г. Анадырь. Видеофильмы посвящены таксономическому и эколого-цено-тическому разнообразию Северной Корякии. Они знакомят с основными ландшафтами региона от предгорий до центральной части Корякского хребта.

По сложившейся традиции в конце года (18 декабря) состоялись очередные LI Комаровские чтения, в программе которых стояли 3 доклада, сделанные научными сотрудниками БПИ ДВО РАН: «Экологические шкалы для растений широколиственно-кедровых лесов среднего пояса Южного Сихотэ-Алиня» (Комарова Т. А., Ащепкова Л. Я.), «Восстановление растительности на вулкане Шивелуч (п-ов Камчатка) после катастрофы 1964 года» (Гришин С. Ю., Крестов П. В., Верхолат В. П., Якубов В. В.) и «Морфология семян в подсемействе яблоневых *Maloideae* (*Rosaceae*)» (Буч Т. Г.). В 1997 г. вышли 2 выпуска «Комаровских чтений»: XLIII (в котором опубликованы 8 научных докладов, прочитанные на 48-х чтениях, состоявшихся 12 декабря 1994 г.) и XLIV (7 докладов, заслушанных на 49-х чтениях, состоявшихся 27 декабря 1996 г.).

© В. П. Верхолат

Биолого-почвенный институт
ДВО РАН
Владивосток

Получено 14 IV 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ INDEX OF NEW PLANT NAMES

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Hedysarum × polychromum Kulikov nothosp. nov.	141
Linaria sect. Linaria subsect. Pyramidales Menits. subsect. nov.	130

Ископаемые растения — plantae fossiles

Platanus aculeata var. perfoliata Ablaev et Ig. Vassiliev var. nov.	117
Platanus austromaritima Ablaev et Ig. Vassiliev sp. nov.	119

Оригинальные статьи

	№	Стр.
Байкова Е. В. Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде <i>Salvia</i> (Lamiaceae)	9	28
Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России	3	48
Вальехо-Роман К. М., Пименов М. Г., Терентьева Е. И., Дауни С. Р., Кац-Дауни Д. С., Троицкий А. В. Молекулярная систематика <i>Umbelliferae</i> : использование последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров ядерной рибосомной ДНК для выяснения эволюционных отношений	7	1
Василевич В. И. Сероошшатники Европейской России	8	28
Виноградова К. Л. Биогеографическая характеристика донной флоры западной части Чукотского моря	5	12
Гаврилова О. А. Палиноморфология семейства <i>Kiggelariaceae</i>	5	20
Герасименко Г. Г., Ипатов В. С., Салтыковская Т. О. Динамика сфагновых сосняков северо-запада России	4	1
Григорьева В. В., Габараева Н. И. Динамика клеточных компонентов развивающихся микроспор в ходе формирования экзины у <i>Stangeria eriopus</i> (<i>Stangeriaceae</i>): стереологическое исследование	12	1
Дроздова И. В., Алексеева-Попова Н. В. Типы минерального обмена растений Южной Чукотки	7	53
Егоров Т. В. Об аккредитованном статусе Ботанического журнала	10	1
Елина Г. А., Янковская В., Кузнецов О. Л. Реконструкции растительности и природных условий голоцена Паанаярвского национального парка (Карелия) по данным палинологического и планктонного (<i>Algae, Fungi, Phizopoda, Rotatoria</i>) анализов	7	23
Еремин В. М., Бойко В. И. Анатомическое строение коры стебля некоторых видов семейства <i>Eriaceae</i>	8	1
Иконников С. С. Анализ флоры долины реки Чечекты (Памир)	5	38
Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Динамическая классификация сосново-еловых лесов на скалах	2	13
Камелин Р. В., Курбанов Д., Розыев А. Г. Исчезающие и редкие растения междуречья Чандыра и Сумбара (Копетдаг)	5	28
Камелина О. П., Жинкина Н. А. К эмбриологии <i>Ostrowskia magnifica</i> (<i>Campanulaceae</i>). Семязпочка и семя	3	9
Катенин А. Е. Анализ флоры Кукуньских горячих ключей (Чукотский полуостров)	12	38
Катенин А. Е., Резванова Г. С. Очерк флоры и растительности района Кукуньских (Лоринских) горячих ключей (Чукотский полуостров)	1	15
Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов <i>Betonica</i> и <i>Stachys</i> (секции <i>Eriostachys</i> , <i>Calostachys</i> , <i>Stachyotypus</i>) (<i>Lamiaceae</i>) и ее значение для систематики	11	1
Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов рода <i>Stachys</i> (секции <i>Olisia</i> , <i>Chilostachys</i> , <i>Chamaesideritis</i> , <i>Zietenia</i> , <i>Ambleia</i>) (<i>Lamiaceae</i>) и ее значение для систематики	12	12
Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений лесной (средней) части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян)	11	24
Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений нижней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян)	4	39

Кузаев В. Б., Энгельшён Т., Толпышева Т. Ю. Очерки холодных гольцовых пустынь в горах северной Норвегии	6	23
Куркин К. А., Комахин П. И., Коптелова С. Г. Оценка качества естественных сенокосов по данным их геоботанического описания	12	53
Курченко Е. И. Синфлоресценция <i>Agrostis tenuis</i> (<i>Poaceae</i>) и морфологическая природа частей цветка и зародыша злаков	10	18
Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры <i>Rosaceae</i> . 1. <i>Spiraeoideae</i> — <i>Spiraeaceae</i>	8	16
Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры <i>Rosaceae</i> . 2. <i>Spiraeoideae</i> за исключением <i>Spiraeaceae</i> и <i>Lyonothamneae</i>	9	14
Малышев Л. И., Байков К. С., Доронькин В. М. Таксономические спектры флоры Сибири на уровне семейств	10	3
Мейер-Меликян Н. Р., Афонин С. А., Гоманьков А. В. Ультраструктура пыльцевых зерен некоторых хвойных из пермских отложений Русской платформы	3	1
Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К. Сравнительная характеристика анатомии листа растений арктической и бореальной зон	3	21
Немирович-Данченко Е. Н., Лобова Т. А. Строение семенной кожуры некоторых представителей порядка <i>Hydrangeales</i>	6	1
Охалкин А. Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа	9	1
Папченков В. Г., Козловская О. И. Флора и растительность Шекснинского водохранилища	11	13
Перестенко Л. П. О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей (<i>Laminariales</i> , <i>Phaeophyta</i>)	5	1
Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр Центрального Таймыра: эколого-топологическая дифференциация	3	28
Ребристая О. В., Хитун О. В. Ботанико-географические особенности флоры Центрального Ямала	7	37
Сафонов Г. Е., Собакинских В. Д., Пружин М. К., Сафонова С. Г. Основные черты флоры Центрально-Черноземного заповедника	4	31
Сафронова И. Н. Фитоценотическая характеристика полынных Мангышлака — <i>Artemisieta terrae-albae</i> , <i>Artemisieta lerchianae</i> и <i>Artemisieta kemrudicae</i>	4	16
Хитун О. В., Ребристая О. В. Растительность и экотопологическая структура флоры окрестностей мыса Хонорасале (арктические тундры Гыданского полуострова)	12	21
Хмелев К. Ф., Демина О. Н. Анализ флоры дельты реки Дон	2	1
Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 2. Пятнистые кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные) тундры	6	10
Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 3. Эволюционный аспект	7	66
Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязчатке <i>Nuphar lutea</i> (<i>Nymphaeaceae</i>) и <i>Ribes aureum</i> (<i>Grossulariaceae</i>)	1	3
Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика подзоны арктических тундр северного побережья причаунских районов Чукотки	1	28

Сообщения

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Михитарян Ю. А., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 3. <i>Lamiaceae</i> — <i>Polygalaceae</i>	11	90
Акатов В. В. Видовое разнообразие фитоценозов и организация природных резерватов	3	112
Амельченко В. П. Современное состояние ценопопуляций <i>Allium nutans</i> (<i>Alliaceae</i>) на юге Томской области	2	89
Амирханов А. М., Глазунова К. П., Комжа А. Л. Новые данные о распространении и экологии видов <i>Alchemilla</i> (<i>Rosaceae</i>) на Центральном Кавказе	12	92

Амнрханов А. М., Комжа А. Л. Заметки о колокольчиковых (<i>Campanulaceae</i>) Центрального Кавказа. 1. <i>Campanula kadargavanica</i>	2	84
Анисимова О. В. История изучения альгофлоры Телецкого озера (Алтайский государственный заповедник)	8	56
Антонова И. М. Эпилитные лишайники Полярно-альпийского ботанического сада (Хибины, Кольский полуостров)	4	79
Арнаутова Е. М. Развитие и строение гаметофитов <i>Coniogramme intermedia</i> и <i>Anogramma leptophylla</i> (<i>Pteridaceae</i>)	12	71
Баншева Э. З., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов Башкирии	9	46
Банаев В. В. Изменчивость опушения вегетативных органов <i>Alnus hirsuta</i> (<i>Betulaceae</i>) в Сибири и на Дальнем Востоке	1	77
Банаева Ю. А. Некоторые биологические особенности семян <i>Scutellaria baicalensis</i> (<i>Lamiaceae</i>) из разных мест произрастания	6	50
Бармичева Е. М. Структура эктомикоризы видов рода <i>Dryas</i> (<i>Rosaceae</i>) из разных мест произрастания	1	58
Бенькова В. Е., Некрасова А. А. Анатомия древесины представителей <i>Rosaceae</i> с севера Сибири. 1. <i>Spiraeoideae</i> и <i>Maloideae</i>	1	67
Бенькова В. Е., Некрасова А. А. Анатомия древесины представителей <i>Rosaceae</i> с севера Сибири. 2. <i>Rosoideae</i> и <i>Prunoideae</i>	2	47
Березуцкий М. А. Толерантность сосудистых растений к антропогенным местообитаниям (на примере флоры окрестностей г. Саратова)	9	77
Беркутенко А. Н. О роде <i>Megadenia</i> (<i>Brassicaceae</i>)	8	69
Благовещенская Н. В. Стратиграфия и эволюция торфяников Приволжской возвышенности	8	72
Благовещенский И. В. Гербарий А. П. Шенникова в фондах Ульяновского областного краеведческого музея	1	109
Блинова И. В. Особенности морфогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (<i>Orchidaceae</i>)	12	83
Блинова И. В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (<i>Orchidaceae</i>) Крайнего Севера	1	85
Бобровская Н. И. Об эффективности использования воды пустынными растениями Монголии	9	83
Бобровский М. В., Бобровская Н. Е. Структурно-функциональные элементы кроны и их пространственные отношения у <i>Acer platanoides</i> (<i>Aceraceae</i>) и <i>Populus tremula</i> (<i>Salicaceae</i>)	4	114
Бовнна И. Ю., Полевова С. В. Палиноморфологические исследования некоторых видов рода <i>Centaurea</i> (<i>Asteraceae</i>)	10	42
Болдина О. Н. Об ультраструктуре одноклеточной зеленой водоросли рода <i>Chloromonas</i> (<i>Chlamidomonadaceae</i> , <i>Chlorophyta</i>)	4	61
Борнсова И. В. О долговечности семян некоторых степных и пустынных растений Казахстана и Монголии	6	55
Борновская Г. М., Романова М. А. Формирование дициклической стелы у <i>Pteridium aquilinum</i> (<i>Dennstaedtiaceae</i>)	7	98
Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Малоизвестные материалы И. Фалька о времени введения в культуру некоторых древесных видов флоры России	8	85
Бялт В. В. О тетралогических формах в роде (<i>Orostachys</i> , <i>Crassulaceae</i>)	11	87
Вехов Н. В. Флора озер Кенозерского национального парка и их переувлажненных побережий (Архангельская область)	11	93
Вехов Н. В., Кулиев А. Н. Растения акваторий и берговой зоны озер в приморской полосе подзоны арктических тундр архипелага Новая Земля	3	90
Викторов В. П., Еленевский А. Г. О таксономии <i>Campanula dichotoma</i> и <i>C. propinqua</i> (<i>Campanulaceae</i>)	10	57
Волотовский К. А., Кузнецова Л. В. Новые данные о естественном межродовом гибриде × <i>Sorbo cotoneaster pozdnjakovii</i> (<i>Rosaceae</i>)	1	94
Воронкова Е. А. Эпифитные водоросли на <i>Betula pendula</i> (<i>Betulaceae</i>) и <i>Tilia cordata</i> (<i>Tiliaceae</i>)	11	40
Гавриленко И. Г., Горовой П. Г. О систематическом положении <i>Thalictrum baicalense</i> (<i>Ranunculaceae</i>)	9	52
Гаврилова О. В., Руданова Е. Е. Морфологические особенности перехода зооспор в вегетативные клетки у некоторых коккоидных зеленых водорослей (<i>Chlorophyta</i>)	7	81

Грабовик С. И. Экологические особенности размножения сфагновых мхов . . .	4	92
Доуэльд А. Б. О филогенетических связях рода <i>Medusagyne</i> (<i>Medusagynaceae</i>) по данным строения плодов и семян	2	54
Дудкин Р. В. О флоре и растительности хребта Лозовый (Чандалаз) в Приморском крае	3	107
Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Азотфиксирующая активность напочвенных лишайников Хибинских гор и особенности микробиоценозов под лишайниками	10	85
Егги Э. Э., Потоккина Е. К. Перекрестник или самоопылитель? Электрофоретическое разделение полипептидов семян для определения способа опыления у бобовых	12	77
Елисафенко Т. В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода <i>Viola</i> (<i>Violaceae</i>)	6	66
Жаковщикова Т. К., Стрельникова Н. И. Новые данные о морфологии и систематическом положении <i>Coscinodiscus anissimoviae</i> (<i>Bacillariophyta</i>)	3	58
Зироян А. Н., Симонян Р. К., Давтян В. А., Арустамян А. В. О содержании трофических веществ у альпийских растений Армении	1	112
Кищенко И. Т. Сезонный рост хвои представителей рода <i>Picea</i> (<i>Pinaceae</i>) в условиях интродукции	1	103
Клочинкина Л. И. Новые данные о распространении <i>Quercus mongolica</i> (<i>Fagaceae</i>) в Забайкалье	9	75
Кожевников Ю. П. Дифференциация растительного покрова в бассейне реки Амгузы (Чукотка)	6	90
Кожевников Ю. П. Реликтовая вязовая роща на реке Волхов	11	106
Константинова И. А. Ультраструктура и систематическое положение <i>Chlorococcum novae-angliae</i> (<i>Chlorophyta, Chlorococcales</i>)	7	77
Константинова Н. А. Флора печеночников Кандалакшского заповедника (острова и побережье Кандалакшского залива Белого моря)	2	25
Королюк А. Ю., Макунина Н. И. Низкотравные каменистые степи Северо-Минусинской котловины: ассоциация <i>Androsaco dasyphyllae</i> — <i>Caricetum pediformis</i> ass. nov.	7	119
Красовская Л. С. О двух новых для флоры Восточной Европы видах рода <i>Rubus</i> (<i>Rosaceae</i>) секции <i>Corylifolii</i>	8	66
Кривошапкин К. К. Листостебельные мхи наледных полей юго-западной Якутии	8	58
Лавриненко И. А., Ткаченко К. Г., Елсаков В. В. Популяционная и межвидовая изменчивость двух видов рода <i>Rhodiola</i> (<i>Crassulaceae</i>) в условиях Арктики	9	63
Ластивка Т. В. Видовой состав динофитовых (<i>Dinophyta</i>) в планктоне Азовского моря	1	45
Лукницкая А. Ф. Мезотенисвые и десмидиевые водоросли (<i>Chlorophyta: Mesotaeniales, Desmidiaceae</i>) континентальных водоемов Крайнего Севера России (обзор исследований)	12	66
Лунова Н. Н., Чухина И. Г., Лебедева Е. Г. Типовой гербарий в гербарном фонде Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР)	3	74
Лянгузова И. В., Лянгузов И. А. Эколого-биологическая характеристика семян двух видов <i>Empetrum</i> (<i>Empetraceae</i>). I. Качество и жизнеспособность семян	5	57
Лях Е. М. Род <i>Myricaria</i> (<i>Tamaricaceae</i>) в Сибири	5	73
Малахова Л. А. Кариологический анализ <i>Allium nutans</i> (<i>Alliaceae</i>). 3. Кариотипы растений, полученных клоновым размножением	10	51
Малышева Н. В. Лишайники бережных Санкт-Петербурга	2	40
Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 3. Влияние городских условий и лихеноиндикация атмосферного загрязнения	9	39
Малышева Н. В. Лишайники территории музея-заповедника «Петропавловская крепость» (Санкт-Петербург)	11	43
Минин А. А. Изменения в сроках наступления некоторых фенологических явлений у деревьев на Русской равнине за последние 30 лет	6	73
Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К. Структура кутикулы растений Заполярья	11	74

Насимович Ю. А. Окраска цветков растений Московской области в разные сезоны	7	107
Науменко Ю. В. Доминанты фитопланктона реки Оби	10	35
Новицкая Л. Л. Модели склерификации тканей коры <i>Betula pendula</i> (<i>Betulaceae</i>) в природе и эксперименте	5	61
Новоселова Л. В. Бутонная клейстогамия у некоторых однолетних видов <i>Medicago</i> (<i>Fabaceae</i>)	11	82
Овечкина Е. С., Титов Ю. В. Травяная растительность поймы реки Вах (Западная Сибирь)	6	84
Огурцева Г. Н., Неронов В. В., Солдатов М. С., Крайнов В. Н. Растения китайской флоры (провинция Юннань) в гербарии кафедры биогеографии Московского государственного университета	6	102
Олонова М. В. Морфологическая дифференциация <i>Poa glauca</i> (<i>Poaceae</i>)	9	54
Орешкин Д. Г. Оценка влияния единичных особей подроста сосны на почвенный покров в зеленомошно-лишайниковых сосняках	12	97
Охапкин А. Г., Черников А. А., Захаров Ю. К. Динамика видового состава фитопланктона евтрофного водохранилища в первые годы существования	4	69
Петровский В. В. Ботанико-географическая характеристика флоры северной окраины Чукотского нагорья	10	72
Печенко Е. В., Радькова Н. А. Восстановление численности <i>Trapa natans</i> (<i>Trapaceae</i>) в пойменном водоеме реки Хопёр	9	70
Пешкова Н. В., Андриешкина Н. И. Ценологический анализ плотности стеблелестя <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (<i>Poaceae</i>) на Южном Ямале	5	76
Пименов М. Г. Что такое <i>Peucedanum wolffianum</i> (<i>Umbelliferae</i>)?	2	80
Поздова Л. М., Бутузова О. Г., Титова Г. Е. Развитие зародыша в семенах с морфо-физиологическим типом покоя на примере <i>Aconitum soongaricum</i> (<i>Ranunculaceae</i>)	11	63
Попова Н. Н. Мохообразные (<i>Bryophyta</i>) Белгородской области	7	92
Попов Н. Н., Золотов В. И. Мохообразные (<i>Bryophyta</i>) Курской области	11	57
Пунина Е. О., Гриф В. Г. Идентификация хромосом кариотипа при помощи нуклеотидспецифичных флуорохромов на примере <i>Eremurus altaicus</i> (<i>Asphodelaceae</i>)	1	54
Ревушкин А. С., Пяк А. И. <i>Erodium tibetatum</i> (<i>Geraniaceae</i>) в Сибири	6	78
Родионова А. С., Никитинский Ю. И., Джнкович Ю. В., Смагин В. А. Влияние промышленных и бытовых стоков на флору и растительность малых озер (на примере озера Дроздово, Ленинградская область)	4	125
Родникова И. М., Скирна И. Ф., Христоворова Н. К. Оценка воздушной среды в Лазовском заповеднике (Приморский край) методами лишеноиндикации	5	48
Румянцева Е. Е., Иванова Н. М. Новые и редкие растения юго-востока Ленинградской области	12	107
Салтыковская Т. О. К вопросу об отнесении сфагновых сосняков к лесному или болотному типу растительности	5	83
Сарычева Е. П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского Полесья	10	65
Сафронова Г. П. Содержание макроэлементов в хвое подроста <i>Picea obovata</i> (<i>Pinaceae</i>)	9	89
Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VI. Некоторые особенности митоза <i>Chlamydomonas yellowstonensis</i> группы <i>Sphaerella</i> (<i>Chlamydomonadales</i> , <i>Chlorophyta</i>)	1	50
Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VII. Некоторые особенности митоза <i>Chlamydomonas</i> группы <i>Pleiochloris</i> (<i>Chlamydomonadaceae</i> , <i>Chlorophyta</i>)	8	43
Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VIII. Некоторые особенности митоза <i>Chlamydomonas</i> группы <i>Amphichloris</i> (<i>Chlamydomonadaceae</i> , <i>Chlorophyta</i>)	10	32
Секретарева Н. А. Тундровые плакорные сообщества в верховьях реки Неизвестной (остров Врангеля)	3	99
Сениников А. Н. Валидизированные номенклатурные комбинации в роде <i>Hieracium</i> (<i>Asteraceae</i>), первоначально обнародованные А. Я. Юксыпом	2	68

Сенников А. Н. Номенклатурные комбинации в роде <i>Hieracium</i> (<i>Asteraceae</i>), недействительно обнародованные А. Я. Юксом. Невалидизированные названия	3	61
Скирна И. Ф. Распространение цетрароидных лишайников (<i>Parmeliaceae</i> , <i>Lichenes</i>) на юге Дальнего Востока России	11	48
Старшова Н. П., Баранникова Н. Н. Половая дифференциация ценопопуляций <i>Dianthus sienocalyx</i> (<i>Caryophyllaceae</i>) как составная часть системы семенного размножения	3	79
Стоник И. В., Орлова Т. Ю. Новые данные о морфологии и распространении <i>Ceraulaulina dentata</i> (<i>Bacillaryophyta</i>)	4	65
Тарасевич В. Ф., Хлонова А. Ф. Ультраструктурные особенности пыльцевых зерен <i>Borealiipollis bratzeviae</i> (<i>Dicotyledones</i>) из верхнемеловых отложений Западной Сибири	10	28
Трифенова В. И. Анатомия плода и семени рода <i>Melanophylla</i> (<i>Melanophyllaceae</i>) в связи с его таксономическим положением	4	97
Черданцева В. Я., Осипов С. В. К флоре листостебельных мхов (<i>Musci</i>) полуострова Камчатка	7	85
Шехов А. Г. <i>Nelumbo lutea</i> (<i>Nelumbonaceae</i>) на Кубани	8	89
Шошина Е. В. Сезонный рост и размножение <i>Palmaria palmaia</i> (<i>Rhodophyta</i>) на Мурманском побережье Баренцева моря	8	46
Юрковская Т. К. Региональные и локальные особенности флоры листостебельных мхов северотазовых болот Европейской России	6	46
Юрова Э. А. Миниатюрные травы отелей пресных водоемов	10	58
Юсуфов А. Г., Магомедова М. А. Регенерационная способность у соцветий и цветков	4	103
Ющенкова Л. Н. Синузальная структура нижних ярусов и возобновление ели в неморальных ельниках южной тайги	7	112

Систематические обзоры и новые таксоны

Аблаев А. Г., Васильев И. В. Дополнительные данные о третичных платанах (<i>Platanaceae</i>) Приморья	12	114
Аверьянов Л. В. Род <i>Spiranthes</i> (<i>Orchidaceae</i>) на территории России	10	104
Алиева А. А. Новые виды рода <i>Psephellus</i> (<i>Asteraceae</i>) с Северного Кавказа	1	116
Беляева И. В. Новый гибрид <i>Salix triandra</i> и <i>S. sadyclados</i> (<i>Salicaceae</i>) из Пермской области	11	111
Буданцев А. Л. Конспект рода <i>Verbascum</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) флоры Кавказа	7	128
Бялт В. В. О систематическом положении <i>Sedum uralense</i> (<i>Crassulaceae</i>)	1	126
Бялт В. В. Роды <i>Rosularia</i> и <i>Prometheum</i> (<i>Crassulaceae</i>) во флоре Кавказа	8	106
Генкал С. И., Лупкин Е. Г. Новые и редкие виды <i>Aulacosira</i> (<i>Bacillariophyta</i>) из кальдерных озер Камчатки	2	104
Горовой П. Г., Дудкин Р. В. Новый вид рода <i>Thymus</i> (<i>Lamiaceae</i>) из Приморского края	6	107
Дорофеев В. И. Род <i>Rorippa</i> (<i>Brassicaceae</i>) во флоре Кавказа	8	98
Иванина Л. И., Попова Т. Н. Система подрода <i>Verticillariae</i> рода <i>Pecicularis</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) флоры России и прилежащих территорий	10	92
Ильинская И. А., Аблаев А. Г. Новый вид рода <i>Cedrela</i> (<i>Meliaceae</i>) из краскинской флоры Притуманганя (Дальний Восток России)	4	133
Имханчик Н. Н. Семейство <i>Oleaceae</i> во флоре Кавказа. 1. Роды <i>Jasminum</i> и <i>Fraxinus</i>	9	106
Имханчик Н. Н. Семейство <i>Oleaceae</i> во флоре Кавказа. 2. Роды <i>Ligustrum</i> и <i>Osmanthus</i>	10	100
Князев М. С. Новый вид <i>Androsace</i> (<i>Primulaceae</i>) из Башкирии	3	137
Козыренко Т. Ф., Макарова И. В. Ревизия рода <i>Hyalodiscus</i> (<i>Bacillariophyta</i>) на территории России	4	138
Красноборов И. М. О североазиатских и североамериканских видах рода <i>Vipuleurum</i> (<i>Umbelliferae</i>)	2	120
Куликов П. В. Новый вид рода <i>Festuca</i> (<i>Poaceae</i>) с Южного Урала	8	110
Курбанов Д. Новый вид рода <i>Iridodictum</i> (<i>Iridaceae</i>) из Туркменистана	6	110

Лазьков Г. А. Обзор секции <i>Graminiformes</i> рода <i>Silene</i> (<i>Caryophyllaceae</i>) во флоре России	10	111
Лазьков Г. А. Обзор секции <i>Holopetalae</i> рода <i>Silene</i> (<i>Caryophyllaceae</i>)	5	89
Левичев И. Г. Новые виды рода <i>Gagea</i> (<i>Liliaceae</i>) из типовой секции	2	110
Макарова И. В., Суханова И. Н. Новый вид <i>Thalassiosira favosa</i> (<i>Thalassiosiraceae</i> , <i>Bacillariophyta</i>)	2	102
Меницкий Ю. Л. Конспект кавказских видов <i>Linaria</i> (<i>Scrophulariaceae</i>). I. Секция <i>Linaria</i>	12	122
Меницкий Ю. Л., Попова Т. Н. Конспект видов рода <i>Scrophularia</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) Кавказа	5	96
Михветадзе Д. И. Конспект кавказских представителей родов <i>Arabis</i> , <i>Turritis</i> и <i>Alyssopsis</i> (<i>Brassicaceae</i>)	2	112
Никитин В. В. Система рода <i>Viola</i> (<i>Violaceae</i>) флоры Восточной Европы и Кавказа	3	123
Никифорова О. Д. Новый вид рода <i>Myosotis</i> (<i>Boraginaceae</i>) с Дальнего Востока	10	118
Новоселова М. С. Виды подрода <i>Robertium</i> рода <i>Geranium</i> (<i>Geraniaceae</i>) во флоре Кавказа	1	120
Новоселова М. С. Род <i>Erodium</i> (<i>Geraniaceae</i>) во флоре Кавказа	5	107
Носова Н. В. Новые виды рода <i>Elatocladus</i> (<i>Pinopsida</i>) из среднеюрских отложений Ангрена (Узбекистан)	8	93
Степанов Н. В. О новом подвиде <i>Aegopodium podagraria</i> (<i>Apiaceae</i>) из южной части Красноярского края	6	112
Стрельникова Н. И., Козыренко Т. Ф., Жаковщикова Т. К. Новый род <i>Hyalopoda</i> семейства <i>Hyalodiscaceae</i> (<i>Bacillariophyta</i>)	9	96
Фан Ке Лок. О роде <i>Craspedolobium</i> (<i>Leguminosae</i>)	6	118
Чернева О. В. Конспект видов секций <i>Stechmannia</i> и <i>Derderia</i> рода <i>Jurinea</i> (<i>Asteraceae</i>)	9	98
Чусовлянов Д. В. Новый вид рода <i>Festuca</i> (<i>Poaceae</i>) с Алтая	11	113

Флористические находки

Артамонов А. А. Дополнение к флоре центрально-черноземных областей	2	134
Артамонов А. А. К флоре заповедника «Галичья Гора» (Липецкая область)	6	135
Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Флористические находки в Удмуртии	5	114
Генкал С. И., Макарова И. В., Гончаров А. А. Новые виды центрических диатомовых (<i>Centrophyceae</i> , <i>Bacillariophyta</i>) для водоемов России	10	121
Глазкова Е. А. Флористические находки на островах восточной части Финского залива	2	131
Грингорьевская А. Я. Новые и редкие растения для Центрально-Черноземного района России	10	128
Губарева И. Ю. Некоторые дополнения к адвентивной флоре Калининградской области	8	116
Дорофеев В. И. Четыре новых для Северной Америки вида семейства <i>Brassicaceae</i>	9	133
Зарубин А. М., Ляхова И. Г. Новые адвентивные растения в Иркутской области	10	131
Иванова М. М., Азовский М. Г. Флористические находки в Бурятии и Иркутской области	5	119
Костина В. А. Дополнение к флоре сосудистых растений Государственного заповедника «Пасвик» (Мурманская область)	6	127
Кравченко А. В., Буцких О. А., Тимофеева В. В. Новые и редкие для г. Петрозаводска заносные и дичающие виды сосудистых растений	8	121
Красовская Л. С. Новые для Северо-Западного Кавказа виды рода <i>Rubus</i> (<i>Rosaceae</i>) секции <i>Corylifolii</i>	12	136
Кузнецов О. Л. Находки новых для флоры Кенозерского национального парка (Архангельская область) видов сосудистых растений	2	128
Куликов П. В. Флористические находки на Южном Урале (Челябинская область)	12	137
Кураева Е. Н., Минаева Т. Ю. Флористические находки на западе Тверской области	6	134
Лиштва А. Н. Новый для Центральной Сибири вид <i>Parmelia shinanoana</i> (<i>Parmeliaceae</i> , <i>Lichenes</i>)	12	133

Максимов А. И., Максимова Т. А. Первая находка <i>Fissidens pusillus</i> (Fissidentaceae, Musci) в Карелии	6	123
Мульднряров Е. Я., Лапшина Е. Д. Новые для лесной зоны Западной Сибири виды мохообразных	10	124
Олонова М. В. Новые местонахождения <i>Poa veresczaginii</i> (Poaceae) на Алтае	12	135
Отнюкова Т. Н. Находка <i>Ramalina sinensis</i> (Ramalinaceae, Lichenes) в лесной зоне г. Красноярска	1	132
Панченков В. Г., Бобров А. А., Гарин Э. В. О некоторых флористических находках в Тверской и Ярославской областях	7	140
Пименов М. Г., Клейков Е. В., Гекмен Д. Два новых вида и флористические новинки <i>Umbelliferae</i> Эгейской и Средиземноморской Турции	1	137
Попов В. И. О новых и редких для Северо-Западной России видах адвентивных растений, найденных в Санкт-Петербурге	2	139
Портенниер Н. Н. Флористические находки на Западном Кавказе	5	113
Поспелова Е. Б. Флористические находки на территории Государственного биосферного заповедника «Таймырский»	8	127
Пыстина Т. Н. <i>Lobaria hallii</i> (Lichenes) — новый для России вид	9	116
Румянцева Е. Е., Котина Е. Л. Находка <i>Ranunculus polyphyllus</i> (Ranunculaceae) в Новгородской области	11	116
Снтников А. П., Байбаков Э. И., Рогова Т. В., Прохоров В. Е. О находках нового и редких видов сосудистых растений в Республике Татарстан	5	116
Третьяков Д. И. Новые заносные виды растений для флоры Белоруссии	9	119
Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. <i>Melanella albertana</i> (Lichenes) — новый для России вид из Южного Прибайкалья	1	130
Федотов Ю. П., Евстигнеев О. И. Орхидные (Orchidaceae) Неруссо-Деснянского Полесья (Брянская область)	7	143
Чубарь Е. А. Дополнение к флоре Дальневосточного морского заповедника	11	117
Чубарь Е. А. Находка <i>Matteuccia orientalis</i> (Onocleaceae) в Южном Приморье и новые виды для флоры островов Дальневосточного морского заповедника	3	141

Методика ботанических исследований

Гедых В. Б. Форма ягод <i>Oxycoccus</i> (Ericaceae)	7	147
Крышень А. М. К методике изучения фитогенных полей деревьев	10	133

Числа хромосом

Гагидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н., Дanelia И. М., Чурадзе М. В. Числа хромосом видов флоры Грузии	10	143
Ефимов К. Ф. Числа хромосом некоторых видов семейств <i>Asteraceae</i> , <i>Campanulaceae</i> , <i>Fabaceae</i> Центрального Кавказа	8	131
Земскова Е. А., Левичев И. Г. Числа хромосом представителей рода <i>Gagea</i> (Liliaceae)	9	136
Крестовская Т. В., Васильева И. М. Числа хромосом некоторых видов рода <i>Stachys</i> (Lamiaceae)	4	142
Муратова Е. Н. Хромосомные числа голосеменных растений. 3. <i>Pinaceae</i> (<i>Pseudolarix</i> — <i>Tsuga</i>)— <i>Gnetaceae</i>	1	149
Муратова Е. Н., Пименов А. В., Седельникова Т. С., Нелюбина М. И. Числа хромосом некоторых древесных растений	2	148
Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край)	5	125
Филиппов Е. Г., Куликов П. В., Князев М. С. Числа хромосом видов рода <i>Oxytropis</i> (Fabaceae) на Урале	6	138

История науки

Маноиленко К. В. Степан Петрович Крашенинников (1711—1755): путешественник, ботаник, просветитель	6	140
---	---	-----

Юбилен и даты

Василевнч В. И., Мусаев С. Г. К 70-летию Вагида Джалал оглы Гаджиева . . .	5	131
Волкова Е. А., Карамышева З. В., Литвинова Н. П. Екатерина Ивановна Рачковская (к 70-летию со дня рождения)	3	144
Гамалей Ю. В. К 100-летию со дня рождения д-ра Katherine Esau (1898—1997)	7	154
Файзуллина С. Я. Памяти профессора Вассиана Сергеевича Порфирьева (10 XII 1907—22 II 1990) (к 90-летию со дня рождения)	6	149
Чернева О. В., Сытин А. К. Рудольф Владимирович Камелин (к 60-летию со дня рождения)	8	133
Юрковская Т. К., Волкова Е. А. Татьяна Иосифовна Исаченко (к 75-летию со дня рождения)	4	143

Потери науки

Егорова Т. В., Иконников С. С., Чернявская Г. В. Памяти Игоря Александровича Линчевского (18 VI 1908—18 VII 1997)	11	119
Захарова В. И., Карпов Н. С., Ремигайло П. А., Юрцев Б. А. Памяти Валентины Ивановны Перфильевой (18 XII 1928—27 IX 1997)	10	148
Иконников С. С. Памяти Татьяны Сергеевны Гейдеман (1903—1995)	3	154
Лапшина Е. И., Ершова Э. А., Мальцева Т. В., Валуцкий В. И. Памяти Александры Владимировны Куминовой (6 X 1911—29 IX 1997)	8	149
Шошина Е. В., Воскобойников Г. М., Виноградова К. Л. Владимир Николаевич Макаров (1945—1997)	4	152

Критика и библиография

Боч М. С., Мазинг В. В. Глобальные ресурсы торфа / Под ред. Эйно Лаппалайна. 1996	4	153
Василевнч В. И. В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова. Фитоценология. 1997	11	127
Габриэлян Э. Ц., Акопян Ж. (Рецензия). Флора Ирана. 1997	10	153
Иконников С. С. Н. И. Орлова. Определитель высших растений Вологодской области. 1997	8	152
Манойленко К. В. А. Г. Юсуфов. Лекции по эволюционной физиологии растений. 1996	8	153
Мельник В. И. Региональные красные списки растений Италии. Камерино, 1997	4	156
Солнцева М. П. Е. Батталья. Эмбриологические вопросы: 16. Нередуцированные зародышевые мешки и связанные с ними проблемы у покрытосеменных (апомиксис, циклозис, клеткообразование). 1991	9	139
Соломеш А. И., Жураалева С. Е., Миркин Б. М. (Рецензия). Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. 1997	5	137
Соломеш А. И., Хазиахметов Р. М. (Рецензия). Проблемы экологии Якутии: Биогеографические исследования. Сборник научных трудов. 1996	2	150
Шамров И. И. Э. С. Терехин. Семя и семенное размножение. 1996	6	152
Юрковская Т. К. О новых публикациях Карельского научного центра РАН	5	133
Юрковская Т. К. «Parlatorea» — новое неперiodическое издание в области геоботаники	9	148

В Русском ботаническом обществе

Верхолат В. П. Приморское отделение Русского ботанического общества в 1997 году	12	146
Голубкова Н. С. II(X) Делегатский съезд Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998 г.)	11	131
Отчет Ревизионной комиссии РБО о проверке деятельности Общества за период между I(IX) и II(X) Делегатскими съездами (1993—1998 гг.) (Ю. Н. Нешатаев, Н. В. Белова, А. Е. Коваленко, Л. А. Кузнецов, В. Н. Храпцов)	11	141

Отчет редакционной коллегии «Ботанического журнала» (за 1993—1997 годы) (<i>К. Л. Виноградова</i>)	11	143
Отчет о деятельности ботанического общества в период между I(IX) и II(X) Делегатскими съездами (1993—1998 гг.) (<i>Н. С. Голубкова</i>)	11	134
Резолюция II(X) Делегатского съезда Русского ботанического общества	11	145
Указатель новых названий растений	10	156
	11	147
	12	150
Правила для авторов	6	156
	8	155

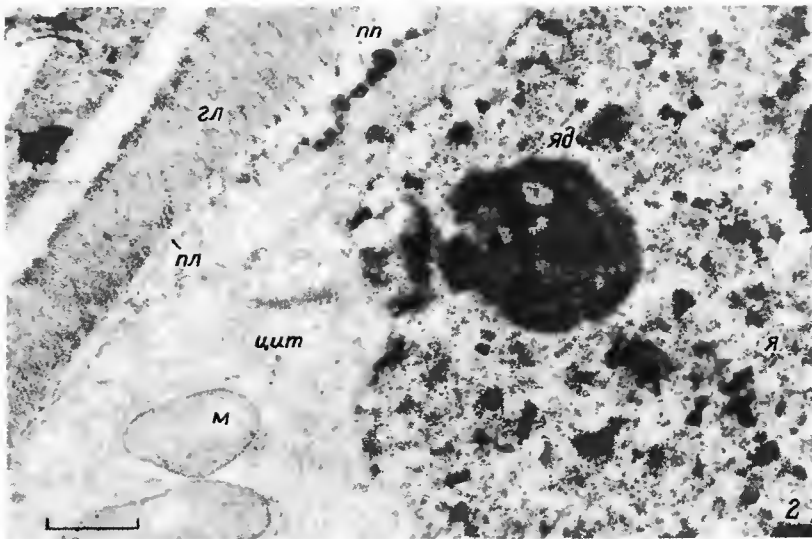
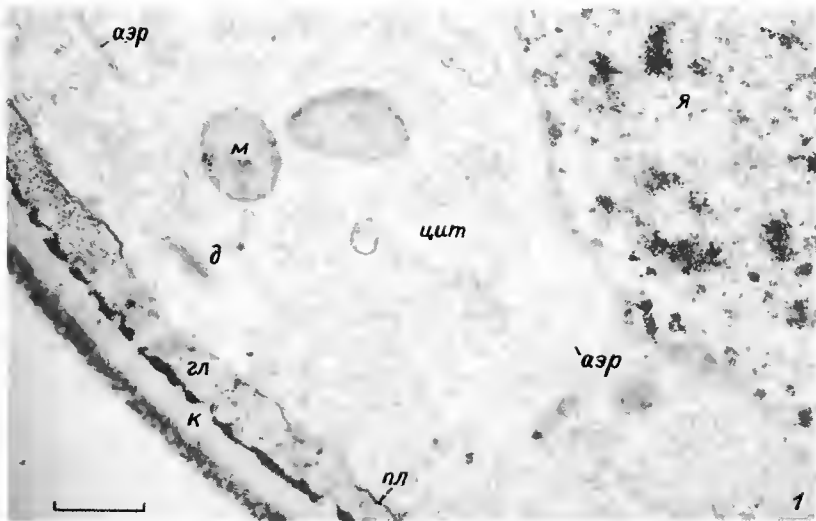


Таблица I. Микроспоры *Stangeria eriopus* (ТЭМ).

1 — ранняя тетрадная стадия, участок оболочки и цитоплазмы; 2 — средняя тетрадная стадия, участок оболочки и цитоплазмы. аэр — агранулярный эндоплазматический ретикулум, гл — гликокалик, д — диктиосома, к — каллоза, м — митохондрия, пл — плазмалемма, пл — периплазматическое пространство, цит — цитоплазма, я — ядро, лд — ядрышко.

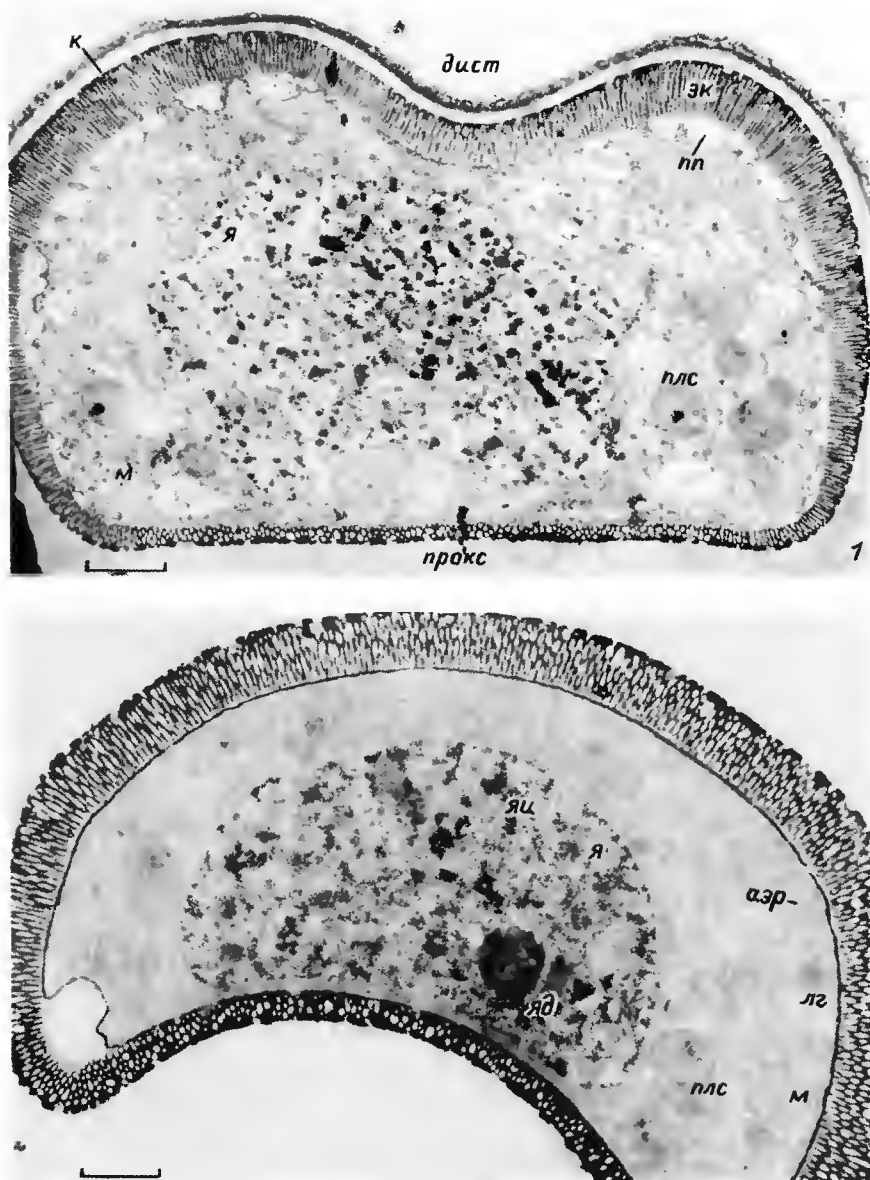


Таблица II. Микроспоры *Stangeria eriopus* (ТЭМ).

1 — поздняя тетрадная стадия, общий вид микроспоры; 2 — молодая свободная микроспора, общий вид. дист — дистальный полюс, лг — липидная глобула, плс — пластида, прокс — проксимальный полюс, эк — экзина, яц — ядерная инвагинация. Масштабная линейка — 2 мкм.

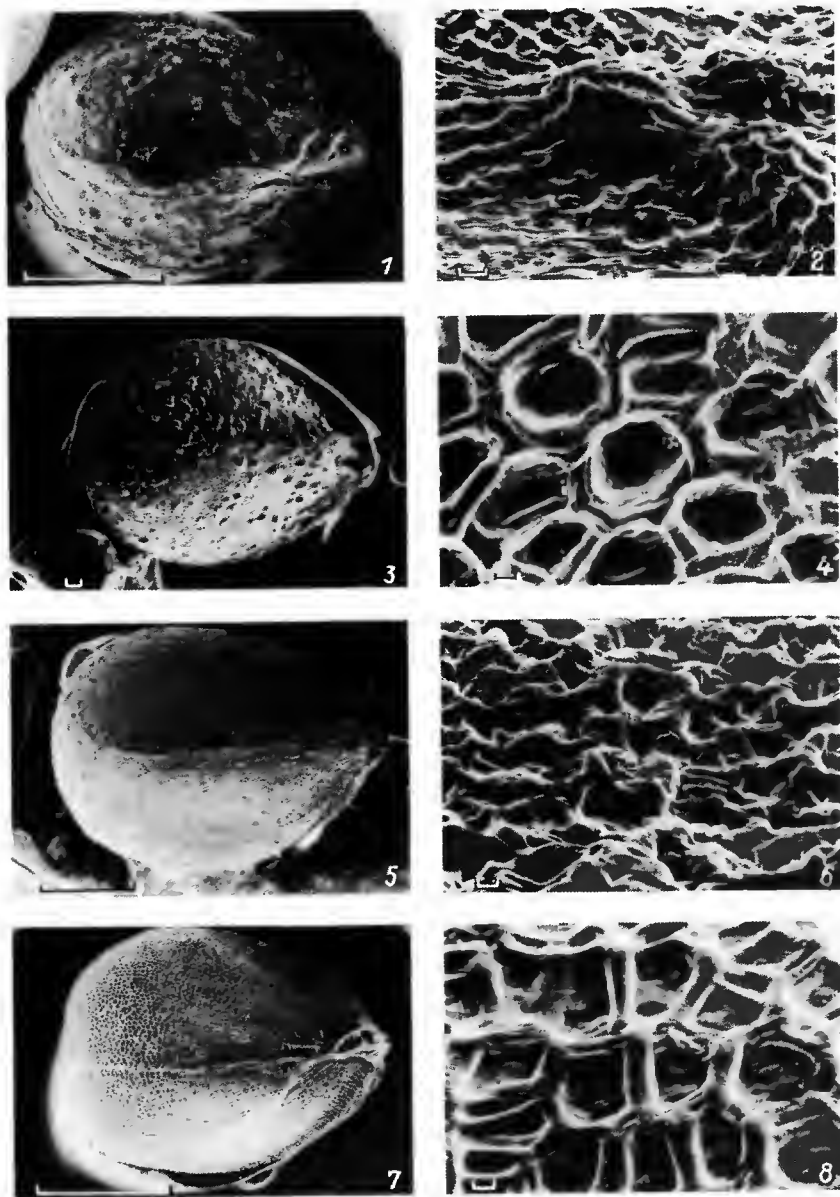


Таблица 1. Эремы видов рода *Stachys*.

1, 2 — *S. spinulosa*; 3 — *S. duriaei*; 4 — *S. annua*; 5, 6 — *S. arabica*; 7, 8 — *S. maritima*. 1, 3, 5, 7 — общий вид; 2, 4, 6, 8 — поверхность. Масштабная линейка: 1, 5, 7 — 1000; 2, 4, 6, 8 — 10; 3 — 100 мкм.

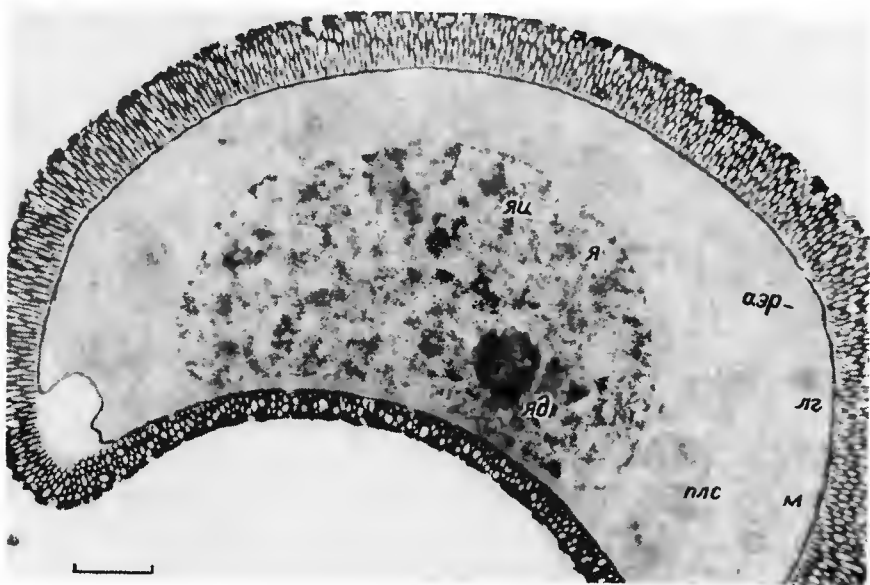
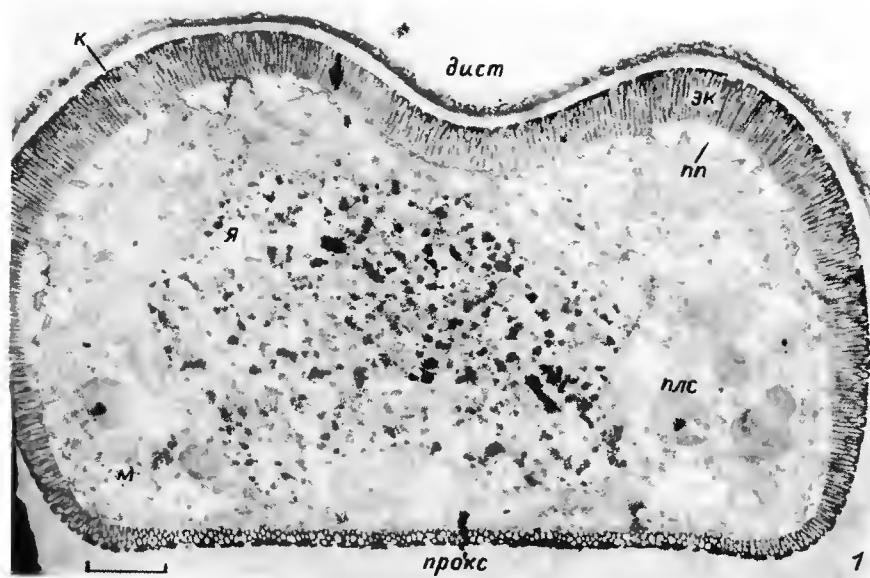


Таблица II. Микроспоры *Stangeria eriopus* (ТЭМ).

1 — поздняя тетрадная стадия, общий вид микроспоры; 2 — молодая свободная микроспора, общий вид. дист — дистальный полюс, лг — липидная глобула, плс — пластида, прокс — проксимальный полюс, эк — экзина, ял — ядерная инвагинация. Масштабная линейка — 2 мкм.

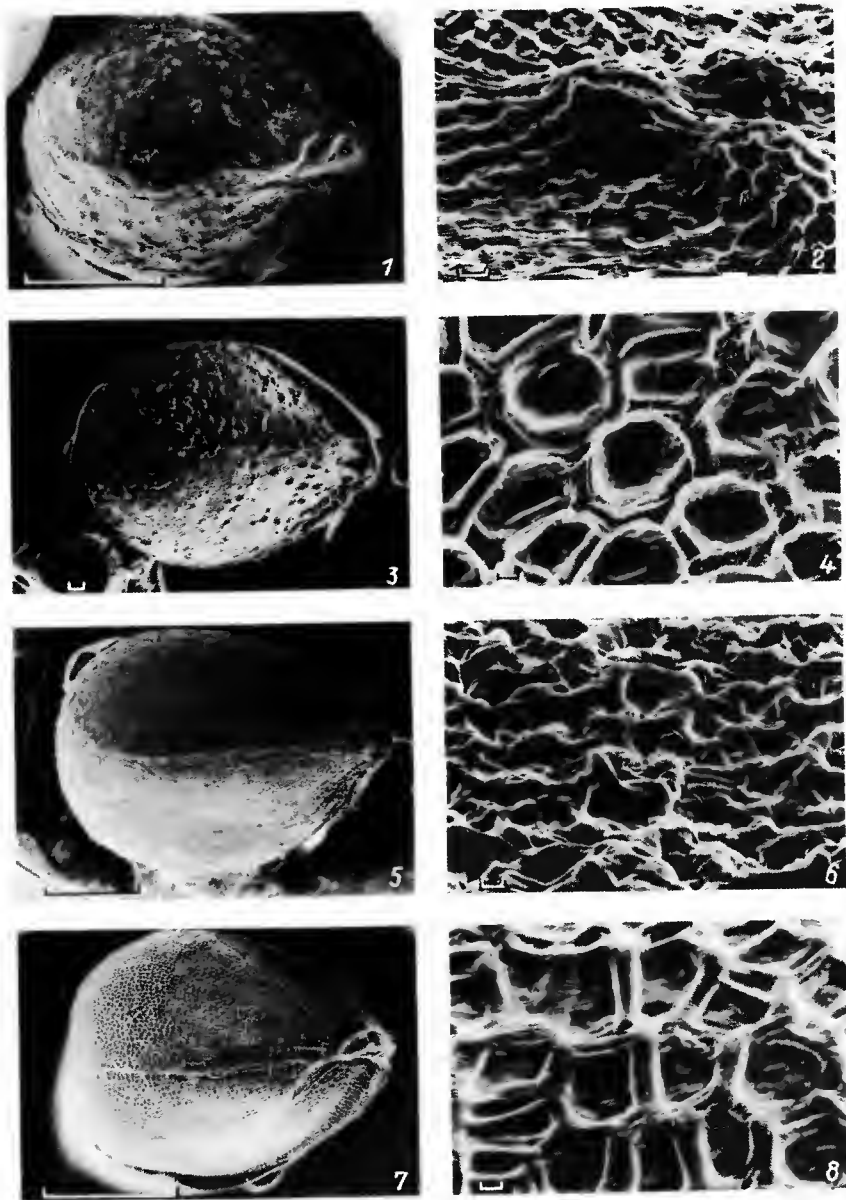


Таблица I. Эремы видов рода *Stachys*.

1, 2 — *S. spinulosa*; 3 — *S. duriaei*; 4 — *S. annua*; 5, 6 — *S. arabica*; 7, 8 — *S. maritima*. 1, 3, 5, 7 — общий вид; 2, 4, 6, 8 — поверхность. Масштабная линейка: 1, 5, 7 — 1000; 2, 4, 6, 8 — 10; 3 — 100 мкм.

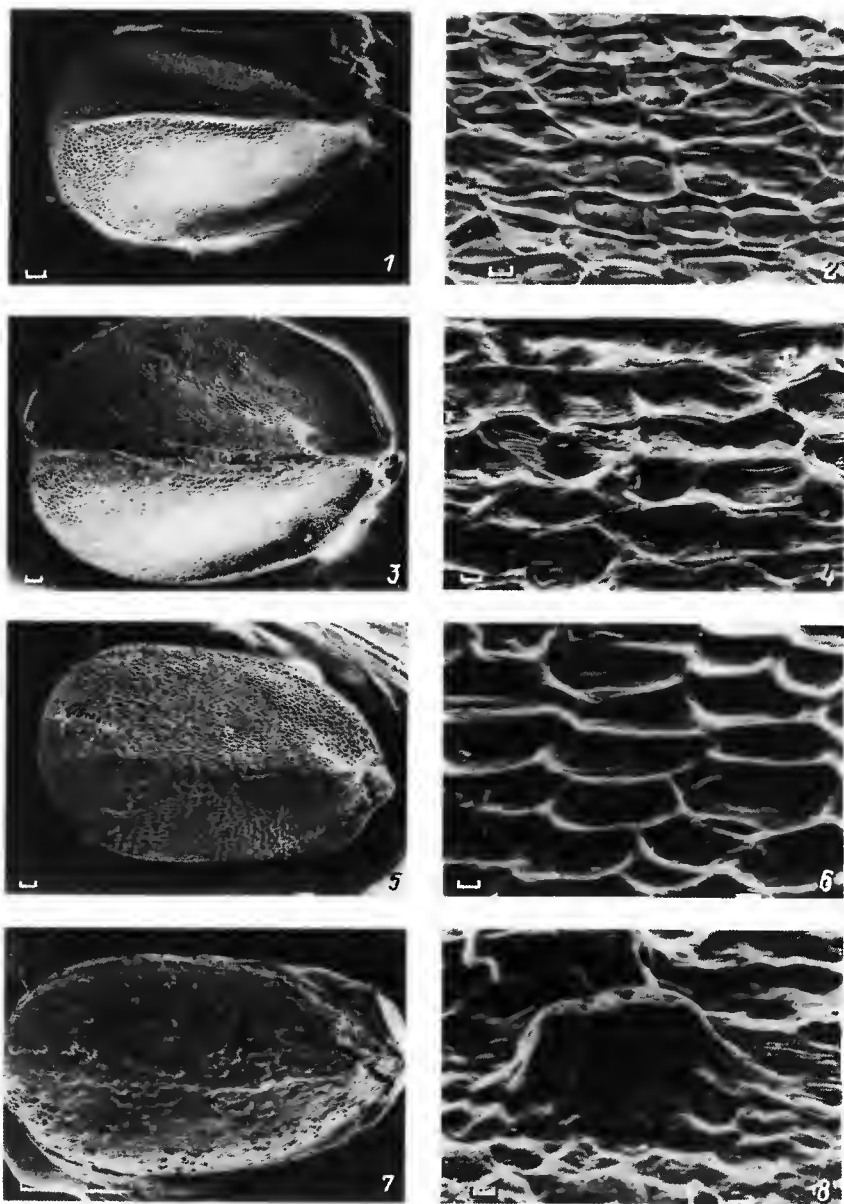
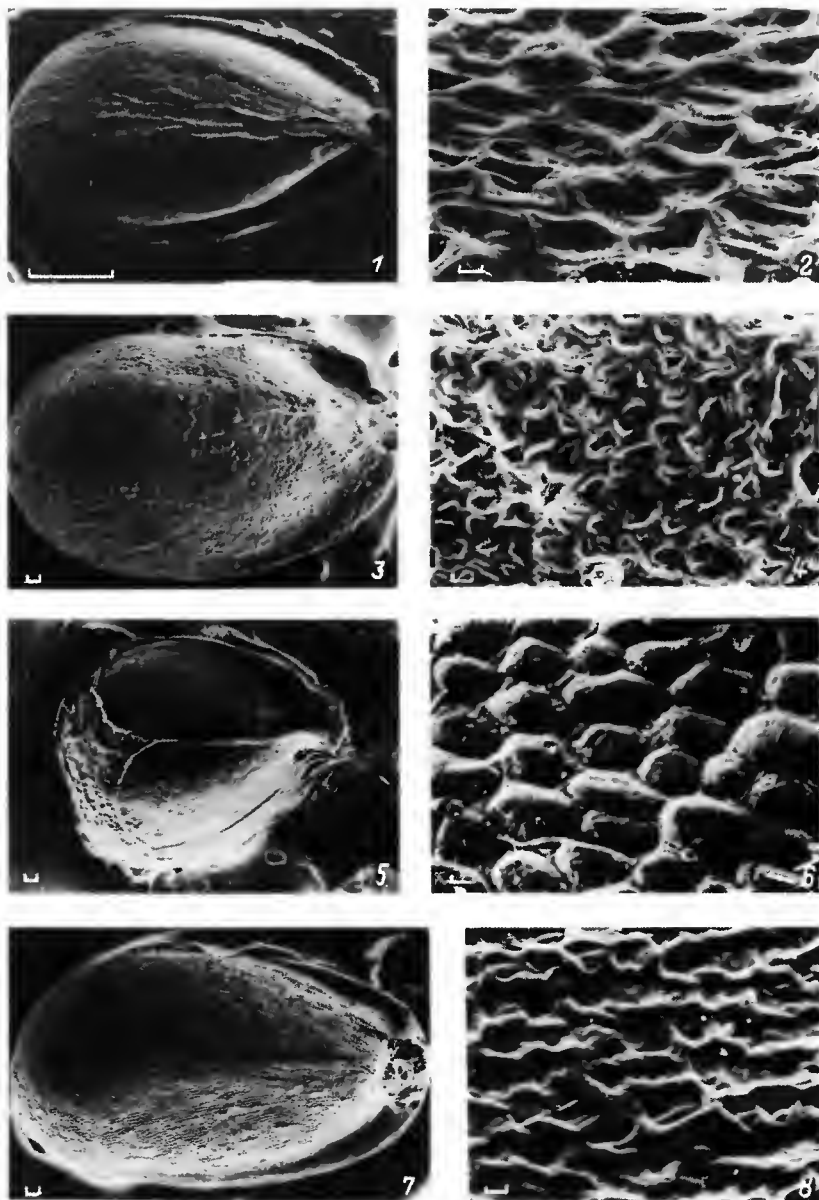


Таблица II. Эремы видов рода *Stachys*.

1, 2 — *S. recta*; 3, 4 — *S. atherocalyx*; 5, 6 — *S. rupestris*; 7, 8 — *S. acerosa*. 1, 3, 5, 7 — общий вид; 2, 4, 6, 8 — по верхность. Масштабная линейка: 1, 3, 5 — 100; 2, 4, 6, 8 — 10; 7 — 1000 мкм.

Таблица III. Эремы видов рода *Stachys*.

1 — *S. fruticulosa*; 2 — *S. lamarckii*; 3 — *S. lavandulifolia*; 4 — *S. rugosa*; 5 — *S. angustifolia*; 6 — *S. burchellii*; 7, 8 — *S. aegyptiaca*. 1, 3, 5, 7 — общий вид; 2, 4, 6, 8 — поверхность. Масштабная линейка: 1 — 1000; 2, 4, 6, 8 — 10; 3, 5, 7 — 100 мкм.

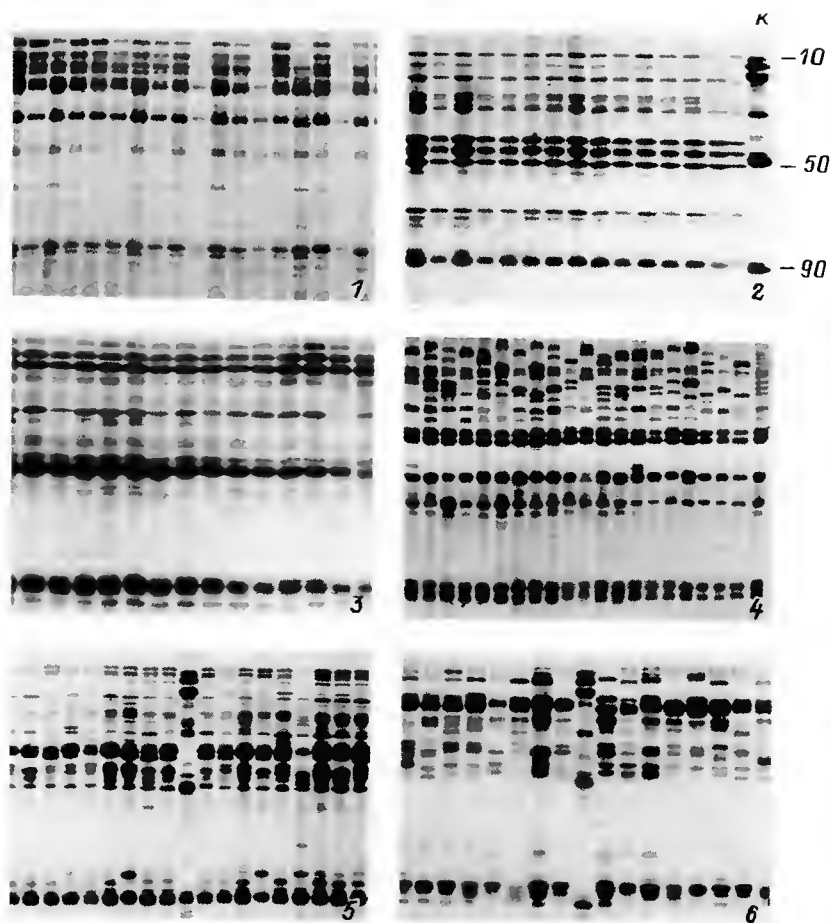


Таблица. Полипептидная вариабельность самоопыляющихся (1—3) и перекрестноопыляемых (4—6) видов бобовых.

1 — *Lupinus luteus*, 2 — *Cicer arietinum*, 3 — *Glycine max*, 4 — *Trifolium pratense*, 5 — *Medicago sativa*, 6 — *Onobrychis viciifolia*. к — контроль, экстракт семян сои; 10, 50, 90 — контрольные позиции «соевой шкалы».

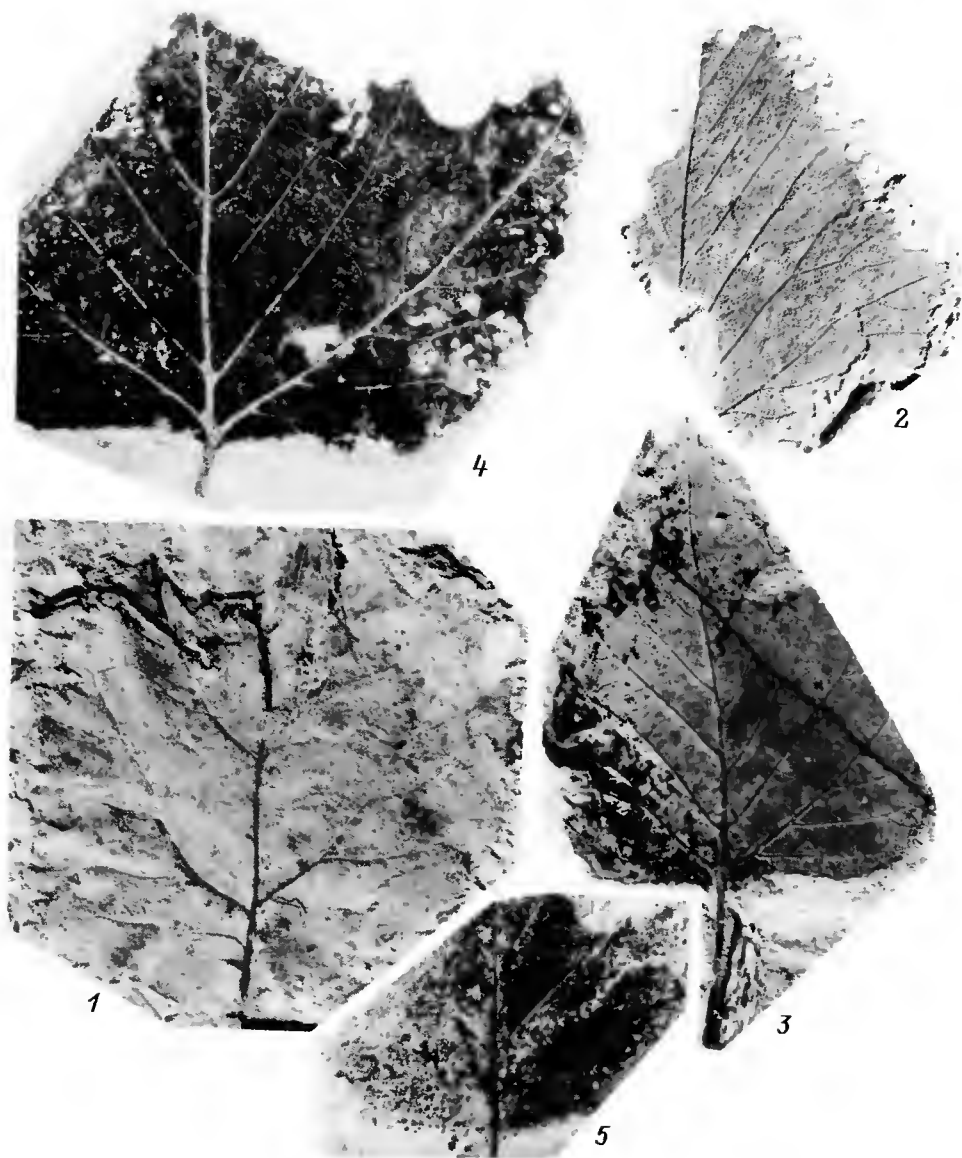
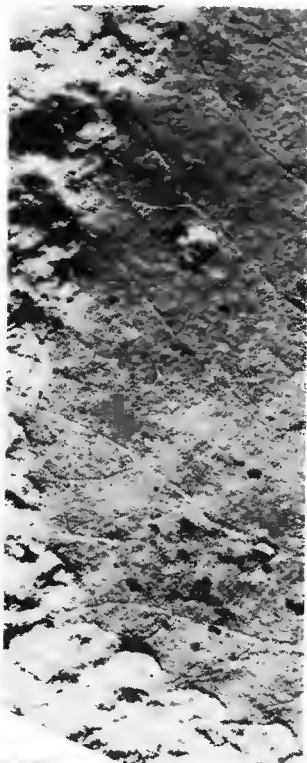


Таблица I. *Platanus* sp. cf. *integrifolia* (1), *P. aculeata* (2, 3) и *P. austromaritima* (4, 5).

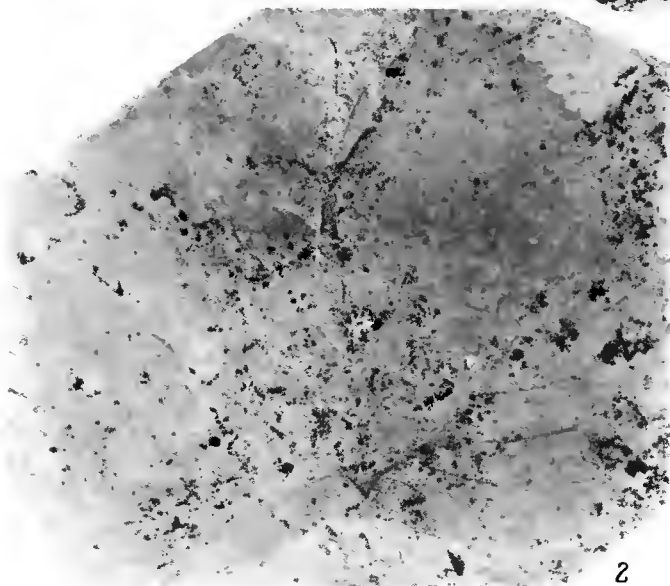
1 — отп. 16, кол. № 638, средний—верхний эоцен. р. Болотная; 2, 3 — отп. 186 (2) и 92 (3) кол. № 655, средний миоцен, Краскино; 4 — отп. 18, кол. № 655, средний миоцен, Краскино; 5 — отп. 65, кол. № 672а, западное побережье оз. Хаика.



1



3



2

Таблица II. *Platanus aculeata* (1) и *P. aculeata* var. *perforata* (2, 3).

1 — отп. 4, кол. № 638, средний—верхний эоцен, р. Болотная; 2 — отп. 92а, кол. № 655, средний миоцен, Краскино; 3 — то же, деталь листа, $\times 2$.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1998. VOL. 83. N 12)

Page

Grigoryeva V. V., Gabaraeva N. I. Dynamics of cell components in developing microspores of <i>Stangeria eriopus</i> (<i>Stangeriaceae</i>) in the course of exine formation: a stereological study	1
Krestovskaya T. V., Vassiljeva I. M. Fruit morphology in the genus <i>Stachys</i> (sections <i>Olisia</i> , <i>Chilostachys</i> , <i>Chamaesideritis</i> , <i>Zietenia</i> , <i>Ambleia</i>) (<i>Lamiaceae</i>) and its significance for systematics	12
Khitun O. V., Rebristaya O. V. Vegetation and ecotopical structure of the flora of Cape Khonorasale surroundings (Gydansky peninsula, the arctic tundra subzone)	21
Katenin A. E. Analysis of the Kukun Hot Springs flora (Chukchi peninsula)	38
Kurkin K. A., Komakhin P. I., Koptelova S. G. Assessment of the native hayland quality using their geobotanical description	53
COMMUNICATIONS	66
Luknitskaya A. F. Algae of the orders <i>Mesotaeniales</i> and <i>Desmiales</i> (<i>Chlorophyta</i>) of the continental reservoirs of the Russian Extreme North (review of the researches)	66
Arnaudova E. M. Development and structure of the gametophytes of <i>Coniogramme intermedia</i> and <i>Anogramma leptophylla</i> (<i>Pteridaceae</i>)	71
Eggi E. E., Potokina E. K. Is the plant self- or cross-pollinated? Electrophoretic separation of seed polypeptides as the test for the pollination manner in legume species	77
Blinov I. V. Patterns of morphogenesis in some root-tuber orchids (<i>Orchidaceae</i>)	83
Amirkhanov A. M., Glazunova C. P., Komzha A. L. New data on the distribution and ecology of the <i>Alchemilla</i> species (<i>Rosaceae</i>) in the Central Caucasus	92
Oreshkin D. G. Evaluation of the pine saplings influence on the undergrowth vegetation in the dry moss-lichen pine forests	97
Rumiantseva E. E., Ivanova N. M. New and rare plants in the flora of the south-east of Leningrad region	107
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	114
Ablaev A. G., Vassiliev I. V. Additional data on the Tertiary <i>Platanus</i> species (<i>Platanaceae</i>) of Primorye	114
Menitsky G. L. Conspectus of Caucasian <i>Linaria</i> species (<i>Scrophulariaceae</i>). I. Section <i>Linaria</i>	122
FLORISTIC FINDINGS	133
Lishtva A. V. <i>Parmelia shinanoana</i> (<i>Parmeliaceae</i> , <i>Lichenes</i>), a new species for Central Siberia	133
Olonova M. V. New location of <i>Poa veresczaginii</i> (<i>Poaceae</i>) in Altai region	135
Krasovskaya L. S. The species of the genus <i>Rubus</i> , section <i>Corylifolii</i> (<i>Rosaceae</i>) new for the north-west Caucasus	136
Kulikov P. V. Floristic findings in the Southern Ural (Chelyabinsk region)	137
IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY	146
Verkholat V. P. The Primorye branch of the Russian Botanical Society in 1997	146
Index of new plant names	150
Author Index to the volume 83(1998)	153

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1998. Т. 83. № 12)

Стр.

Григорьева В. В., Габараева Н. И. Динамика клеточных компонентов развивающихся микроспор в ходе формирования экзины у <i>Stangeria eriopus</i> (<i>Stangeriaceae</i>): стереологическое исследование	1
Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов рода <i>Stachys</i> (секции <i>Olisia</i> , <i>Chilostachys</i> , <i>Chamaesideritis</i> , <i>Zietenia</i> , <i>Ambleia</i>) (<i>Lamiaceae</i>) и ее значение для систематики	12
Хитун О. В., Ребристая О. В. Растительность и экотопологическая структура флоры окрестностей мыса Хонорасале (арктические тундры Гыданского полуострова)	21
Катенин А. Е. Анализ флоры Кукуньских горячих ключей (Чукотский полуостров)	38
Куркин К. А., Комахин П. И., Коптелова С. Г. Оценка качества естественных сенокосов по данным их геоботанического описания	53
СООБЩЕНИЯ	66
Лукницкая А. Ф. Мезотениевые и десмидиевые водоросли (<i>Chlorophyta: Mesotaeniales, Desmidiaceae</i>) континентальных водоемов Крайнего Севера России (обзор исследований)	66
Арнаутова Е. М. Развитие и строение гаметофитов <i>Coniogramme intermedia</i> и <i>Anogramma leptophylla</i> (<i>Pteridaceae</i>)	71
Егги Э. Э., Потокина Е. К. Перекрестник или самоопылитель? Электрофоретическое разделение полипептидов семян для определения способа опыления у бобовых	77
Блинова И. В. Особенности морфогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (<i>Orchidaceae</i>)	83
Амирханов А. М., Глазунова К. П., Комжа А. Л. Новые данные о распространении и экологии видов <i>Alchemilla</i> (<i>Rosaceae</i>) на Центральном Кавказе	92
Орешкии Д. Г. Оценка влияния единичных особей подроста сосны на напочвенный покров в зеленомошно-лишайниковых сосняках	97
Румянцева Е. Е., Иванова Н. М. Новые и редкие растения флоры юго-востока Ленинградской области	107
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	114
Аблаев А. Г., Васильев И. В. Дополнительные данные о третичных платанах (<i>Platanaceae</i>) Приморья	114
Меницкий Ю. Л. Конспект кавказских видов <i>Linaria</i> (<i>Scrophulariaceae</i>). I. Секция <i>Linaria</i>	122
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	133
Липтва А. В. Новый для Центральной Сибири вид <i>Parmelia shinanoana</i> (<i>Parmeliaceae, Lichenes</i>)	133
Олонова М. В. Новые местонахождения <i>Poa veresczaginii</i> (<i>Poaceae</i>) на Алтае	135
Красовская Л. С. Новые для Северо-Западного Кавказа виды рода <i>Rubus</i> (<i>Rosaceae</i>) секции <i>Corylifolii</i>	136
Куликов П. В. Флористические находки на Южном Урале (Челябинская область)	137
В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	146
Верхолат В. П. Приморское отделение Русского ботанического общества в 1997 году	146
Указатель новых названий растений	150
Авторский указатель тома 83(1998)	153